ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 68
8
АВГУСТ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 68 (1983) № 8

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *С. И. Семиглазова* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 10.05.83. Подписано к печати 4.08.83. М-19189. Формат бумаги $70 \times 108^1/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.
Усл. печ. л. 14.0. Усл. кр.-отт. 14.53. Уч.-изд. л. 16.91. Тираж 2157. Тип. зак. 390

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 582.26 : 591.471.1

З. И. Глезер

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ ЗНАЧИМОСТЬ ПРИЗНАКОВ У ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В СВЕТЕ РАЗРАБОТКИ НОВОЙ КЛАССИФИКАЦИИ *BACILLARIOPHYTA*

Z. I. GLEZER. TAXONOMICAL SIGNIFICANCE OF CHARACTERS IN DIATOMS IN THE LIGHT OF ELABORATION OF A NEW *BACCILARIOPHYTA* CLASSIFICATION

Сравнительно-морфологический анализ древних и современных диатомей позволяет выявить таксономическое значение целого ряда признаков (форма панциря и створок, глазки, ложные глазки, строение и характер расположения ареол на створке, двугубые выросты и др.), важных для разработки филогенетической классификации.

Наиболее широко распространенная система диатомей, созданная в конце XIX столетия F. Schütt (1896) и сыгравшая огромную роль в изучении древних и современных диатомей, в настоящее время подвергается пересмотру. Предложены новые классификации (Simonsen, 1972, 1979; Ross, Sims, 1973; Глезер, 1981), основанные на иных таксономических признаках. Эта ревизия вполне своевременна и закономерна. С внедрением в практику исследования диатомей электронных микроскопов уточнено не только строение элементов панциря, известных ранее, но открыты новые структуры. Эти данные в сочетании с огромными новыми материалами по изменению систематического состава диатомей с конца мезозоя до настоящего времени дают возможность проследить становление морфологических признаков во времени и выявить закономерности их формирования в различных таксономических группах.

Классификация Schütt основывалась исключительно на формальном сходстве признаков. Деление на порядки базировалось преимущественно на характере симметрии в строении панциря и створок и расположении элементов структуры. При выделении подпорядков у центрических диатомей использовали в основном форму панциря, для семейств характерными признаками считали наличие или отсутствие выростов, независимо от их строения, глазки, рельеф створки. Благодаря простоте, логичности построения и обобщению огромного фактического материала эта система с некоторыми изменениями и дополнениями, не затрагивающими ее основных принципов (Hustedt, 1927—1966; «Диатомовый анализ», 1949—1950; «Диатомовые водоросли», 1951; «Основы палеонтологии», 1963, и др.), широко использовалась специалистами по современным и древним диатомеям.

R. Simonsen (1972) первый обратил внимание на искусственный характер ряда таксонов в системе Schütt и подверг критическому разбору используемые в ней признаки. Simonsen впервые попытался выделить у диатомей примитивные признаки, к которым отнес разное строение створок одного панциря, образование покоящихся спор, колониальный образ жизни, двуполярные створки. Кроме этих, примитивных, с его точки зрения, признаков, при разработке своей филогенетической классификации он придавал большое значение глазкам, ложным глазкам, соединительным шипам, центральным выростам.

Simonsen, а несколько позднее и А. И. Прошкина-Лавренко (1974а, б) подчеркивали необходимость разработки естественной классификации диатомей с учетом новейших данных по морфологии панциря, полученных при элект-

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1983 г.

ронной микроскопии. Почти одновременно появились работы G. Hasle (1973a, b, c) по систематике сем. *Thalassiosiraceae* Leb. emend. Hasle и R. Ross и P. Sims (1973) по классификации порядка *Centrales*, в которых были использованы новые признаки ультраструктуры панцирей — выросты с опорой и двугубые выросты. Кроме того, большое значение Ross и Sims придавали глазкам, ложным глазкам и тонкому строению ареол. Основываясь на этих признаках, они проследили целый ряд филогенетических линий диатомей, которые легли в основу выделяемых ими подпорядков и семейств. При разработке новой классификации диатомовых водорослей Simonsen (1979) к наиболее важным таксономическим признакам отнес число и расположение двугубых выростов, наличие выростов с опорой, глазков, ложных глазков. Признаки, положенные им в основу филогенетических построений, изучены главным образом на современных диатомеях и лишь в небольшой степени на ископаемых.

Исследование древних диатомей позволило иначе оценить таксономическое значение признаков и в результате предложить их классификацию, отличающуюся от упоминавшихся выше (Глезер, 1981). Задача настоящей статьи — показать таксономическую значимость отдельных признаков для разработки филогенетической классификации диатомовых водорослей. Работа основана на содержащихся в многочисленных публикациях данных электронной микроскопии панциря диатомей, а также на литературных и оригинальных материалах по их систематике и геологическому распространению. В статье использована терминология, рекомендованная III и V международными симпозиумами по современным и ископаемым морским диатомеям («Proposals for standardization. . .», 1975; «Предложения для стандартизации. . .», 1977; Ross et al., 1979).

Одна из самых трудных задач при разработке филогенетической системы диатомей заключается в правильном выборе признаков, отражающих родственные взаимоотношения таксонов. О необходимости оценки, или взвешивания, признаков для этой цели писали В. И. Полянский (1936), Э. Майр (1971), Д. Рауп и С. Стэнли (1974) и др. Как и у других организмов, у диатомей сходство признаков обусловлено не только родством, но также конвергенцией и параллелизмом развития, которые у этих водорослей изучены еще недостаточно. На результат филогенетического исследования также влияет слабая изученность функционального значения большинства морфологических элементов панциря и очень ограниченные сведения о развитии панциря в процессе онтогенеза клетки. Кроме того, скудные данные о самых начальных этапах развития диатомовых водорослей, относящихся, по всей вероятности, к юрскому времени, затрудняют оценку примитивности тех или иных признаков. Вместе с тем изучение древних представителей таксонов, у которых в большей степени сохраняются черты исходных форм, позволяет проследить становление отдельных признаков.

Ниже рассматриваются некоторые признаки диатомей и дается их таксономическая оценка. Форма клеток диатомей отличается исключительным разнообразием и в известной степени отражает приспособления к различным условиям существования — одиночному, колониальному, свободному, прикрепленному, планктонному, бентосному. Форма панциря и створок повторяется у диатомей различного систематического положения, что дало основание Simonsen (1972) сомневаться в таксономической значимости этих признаков. Прошкина-Лавренко (1974а, б) считала, что повторяемость формы панцирей и створок у центрических и пеннатных диатомей является одной из причин, по которой следует отказаться от разделения отдела *Bacillariophyta* на классы.

Согласно А. В. Топачевскому (1962), основные типы панциря — шаровидный, эллипсоидный, линзовидный, цилиндрический, призматический — образуют единый ряд, в основании которого находится наиболее примитивный шаровидный. Можно предполагать, что в начале адаптивной радиации диатомовых водорослей образование этих форм панциря могло происходить именно в такой последовательности. Однако примитивными формами панциря — шаровидной и эллипсоидной — могут обладать и виды молодых родов, например *Melosira* Ag. s. str. Определенным таксонам диатомей обычно свойственна сложившаяся уже на ранних этапах эволюции, характерная для них форма панциря и створок: цилиндрические панцири с круглыми створками имеются у большинства одиночных, свободно живущих представителей порядка *Coscinodiscales*; призматические панцири с треугольными или многоугольными створками — у древних родов порядка *Biddulphiales*: *Sheshukovia* Gles., *Trinacria* Heib.; панцири с эллиптическими, линейно-эллиптическими, ланцетными створками — у большинства родов пеннатных диатомей. Однако в процессе эволюции вторично могут появиться диатомеи с нетипичной для того или иного таксона формой панциря и створок. Так, известны эоценовые виды рода *Sheshukovia* с цилиндрическим панцирем и округлыми створками, виды молодых родов *Aulacosira* Thw. (*Melosira antiqua* Moiss.) и *Fragilaria* Lyngb. (*F. triangulata* Moiss.), разновидности *F. construens* (Ehr.) Grun. и *F. pinnata* Ehr. с необычными для этих родов треугольными створками. Круглыми створками обладают некоторые молодые представители щелешовных диатомей — род *Rhaphidodiscus* Christ., виды родов *Cocconeis* Ehr., *Navicula* Bory. В то же время у древних родов *Coscinodiscus* Ehr., *Craspedodiscus* Ehr., *Actinocyclus* Ehr. вторично появляются виды с эллиптическими, линейно-эллиптическими, ланцетными, ромбическими створками (*Coscinodiscus lewisianus* Grev., *C. lanceolatus* Castr., *C. rhombicus* Castr., *Craspedodiscus oblongus* (Grev.) Hanna, *Actinocyclus ellipticus* Grun. и др.).

Удлинение створок по первальварной оси свойственно многим колониальным диатомеям. Исходя из предположения, что колониальность диатомей первична, Simonsen (1972) считает наличие створок с сильно развитой первальварной осью показателем примитивности таксонов. Однако палеонтологические материалы не всегда согласуются с этим выводом. Так, один из молодых родов *Aulacosira* часто обладает именно длинноцилиндрическими панцирями, тогда как у древних родов этот признак не всегда выражен.

Ярким примером влияния образа жизни на образование сходных по очертаниям форм может служить палочковидная форма панциря и створок со скошенным апикальным концом у планктонных колониальных родов *Pyxilla* Grev. и *Rhizosolenia* Ehr., относящихся к разным порядкам; у первого удлинение створки по первальварной оси произошло за счет сильно развитого загиба створки, а у второго — в результате образования многочисленных вставочных ободков.

Почти во всех систематических группах, принадлежащих центрическим и пеннатным, бесшовным и обладающим щелевидным или каналовидным швом, имеются формы с дорсивентральными створками.

Сходство очертаний панцирей в перечисленных выше случаях, вероятно, объясняется конвергенцией, но оно может быть также связано и с параллелизмом в развитии. Так, почти одинаковой формой панциря обладают род *Biddulphia* Gray s. str. порядка *Biddulphiales* и род *Zygoceros* Ehr. порядка *Coscinodiscales*, по-видимому, возникшие в результате эволюционного развития от цилиндрических форм с круглыми створками. Многие исследователи по внешнему виду объединяли их в один род *Biddulphia* Gray s. l., и только изучение с помощью электронного микроскопа позволило выявить резкие различия в структуре этих родов (Ross, Sims, 1971) и восстановить их родовую самостоятельность (Глезер, 1979).

Таким образом, формы панциря и створок могут иметь важное значение для систематики, если они изучаются в совокупности с другими признаками и с привлечением данных по истории развития таксонов. По-видимому, интересные сведения о происхождении панцирей той или иной формы могут быть получены при изучении циклов развития диатомей, связанных с процессом ауксоспорообразования. Так, многие исследователи наблюдали, что виды рода *Aulacosira* с типичными цилиндрическими панцирями проходят стадию развития, для которой характерны более примитивные, шаровидные панцири. Можно предполагать, что эта особенность сохранилась от предка, обладавшего шаровидным панцирем.

Ряд элементов панциря связан с приспособлением диатомей к колониальному и прикрепленному образу жизни. Это различного рода выросты в виде щетинок, выпуклостей створки, соединительных шипов, трубковидных выростов, воротничка, а также ложные глазки, поровые поля, глазки, умбиликус. Некоторые из этих признаков являются специфическими для родов (щетинки у *Chaetoceros* Ehr., умбиликус у *Hyalodiscus* Ehr.) или семейств (периплектон у *Rutilariaceae* Pant., выросты с опорами у *Thalassiosiraceae*), другие могут неодновременно и независимо возникать в разных филумах. В последнем случае для отдельных таксонов характерна определенная специфичность в выражении того или иного признака. Широко распространенные соединительные шипы у одних родов могут образовывать венец по краю створки (*Paralia* Heib., *Aulacosira*, *Syndetoneis* Grun., *Syndetocystis* Ralfs, *Fragilaria* Lyngb.), у других — находиться на вершинах особых выпуклостей (*Hemiaulus* Ehr., *Trinacria* Heib., *Dextradonator* Ross et Sims, *Cerataulina* Perag.).

Соединительные шипы у разных родов и, по-видимому, видов имеют свои особенности строения — заостренные, по-разному разветвленные, широкие, плоские, тонкие, короткие, длинные и т. п. Образование специальных структур на вершинах выпуклостей, расположенных на полюсах или в углах створки, чаще всего характерно для порядка *Biddulphiales*. К таким структурам относятся, кроме соединительных шипов, ложные глазки и глазки. Ложные глазки, или их аналог — поровые поля, и глазки обнаружены и у других представителей центрических диатомей, а также и у пеннатных. Поровое поле известно у многих родов бесшовных пеннатных диатомей: *Rhaphoneis* Ehr., *Sceptroneis* Ehr., *Fragilaria* Lyngb., а также у некоторых видов *Cymbella* Ag., глазки найдены у некоторых видов *Synedra* Ehr., *Asterionella* Hass. и др. В отличие от биддульфиевых у пеннатных диатомей эти образования расположены на поверхности створок, а не на ее выпуклостях.

По мнению Ross и Sims (1973), глазок является модификацией ложного глазка биддульфиевых. Следуя этой гипотезе, авторы, а вслед за ними и Simonsen (1979) включили роды центрических диатомей с глазками в одно сем. *Eupodiscaceae* Kütz. emend. Simonsen, объединив его в один порядок с сем. *Biddulphiaceae* Kütz. Более того, обнаружив у *Plagiogramma nankoorense* Grun. глазок, Ross и Sims (1973) высказали предположение, что сем. *Eupodiscaceae* является родоначальником пеннатных диатомей.

При анализе родового состава сем. *Eupodiscaceae*, приведенного в последней классификации Simonsen (1979), бросается в глаза, что оно объединяет роды, не имеющие ни одного общего признака, кроме глазков. Вряд ли возможно выявить родственные связи между двумя подсемействами этого семейства — *Rutilarioideae* Pant. emend. Simonsen и *Eupodiscoideae* Kütz. emend. Simonsen, а также и между родами *Auliscus* Ehr., *Eupodiscus* Ehr., *Triceratium* Ehr. s. str., объединяемыми в подсем. *Eupodiscoideae*. Сомнительной является генетическая связь семейств *Biddulphiaceae* и *Eupodiscaceae*.

При анализе палеонтологических материалов удается установить, что в порядке *Biddulphiales* формы с ложными глазками (*Biddulphia*, *Sheshukovia*, *Entogonia* Grev.) действительно предшествовали формам с глазками на вершинах выпуклостей (*Odontella* Ag., *Eucampia* Ehr., *Amphitetras* Ehr.) (Глезер, 1979). В других родах с глазками, включенных Simonsen в сем. *Eupodiscaceae*, предшественники с ложными глазками неизвестны. Можно предполагать, что глазки — это также или конвергентный признак, или они возникли в разных филумах в результате параллельного развития. Во всяком случае роды, обладающие глазками (*Rattrayella* D. T., *Auliscus* Ehr., *Hendeya* Hanna), существовали уже в позднем мелу, роды *Eupodiscus* Ehr. и *Rutilaria* Grev. (или очень близкий к нему) — в раннем палеоцене, тогда как первые представители биддульфиевых с глазками на вершинах выпуклостей возникли только в конце эоцена.

Вероятнее всего, у родов пеннатных бесшовных диатомей глазки возникли в результате усложнения строения порового поля их предшественников. Диатомеи, относящиеся к порядку *Arhaphales* и обладающие поровым полем, были известны уже в раннем палеоцене, поэтому гипотеза Ross и Sims о происхождении этого порядка от сем. *Eupodiscaceae* через сравнительно молодой род *Plagiogramma* Grev., появившийся только в среднем-позднем эоцене, неубедительна.

В процессе эволюции ложные глазки и глазки видоизменялись. Например, у некоторых ранних представителей древнего рода *Sheshukovia* (*S. duplicata* (A. S.) Gles., *S. weissii* (Grun.) Gles., *S. synica* (Streln.) Gles. и др.) структура ложного глазка мало отличалась от структуры остальной створки. У видов, появившихся в конце палеогена, неогене и у современных, структура ложного глазка дифференцирована гораздо резче благодаря значительно меньшей величине ареол и большей плотности их расположения (*S. polycystinora* (Pant.) Gles.). Эволюционные изменения затрагивают и рельеф вершины выпуклости с ложным глазком. Так, у молодых видов этого рода, например *S. castellata* (West) Gles., вершина уплощается. У современного рода *Lampriscus* Grun., возникшего, по-видимому, от рода *Sheshukovia*, рельеф выпуклостей еще более сложный.

Глазок у древних родов представляет собой пластинку, пронизанную порелями, тогда как у молодых родов *Cerataulina* Perag. и *Eucampia* Ehr., как показали электронно-микроскопические исследования (Hasle, Syversten, 1980; Hoban et al., 1980), на поверхности пластинки развивается еще и решетка из ребер.

Само по себе разнообразие признаков, отражающих приспособление клеток к колониальному или прикрепленному образу жизни, и их относительно сложная морфология свидетельствуют в пользу того, что колониальность у диатомей возникла вторично в процессе длительной эволюции.

В разных филогенетических группах широко распространены элементы структуры панциря — ребра, бугорки, гиалиновые участки, способствующие повышению механической прочности панциря. Грубые ребра известны у древних (*Arachnoidiscus* Ehr., *Auliscus*, *Sheshukovia*, *Biddulphia*) и молодых (*Aulacosira* Thw.) родов класса *Centrophyceae* и у многих родов класса *Pennatophyceae* (*Tetracyclus* Ralfs, *Frustulia* Ag., *Amphipleura* Kütz., *Diploneis* Ehr., *Surirella* Turp. и др.), относящихся к разным порядкам и семействам. Эти признаки несомненно являются конвергентными.

Часто на поверхности створок развивается сеть тонких ребер, участвующих в образовании псевдолокулярных ареол у представителей родов различного систематического положения (*Stephanopyxis* Ehr., *Pyxilla* Grev., *Triceratium* Ehr. s. str.).

Бесструктурные участки створки также могли возникать независимо в различных систематических группах. Однако их расположение и форма у центрических и пеннатных диатомей имеют свои особенности. У первых это центральное поле, гиалиновые радиальные лучи, бесструктурные участки по краю створки, у вторых — среднее, поперечное и боковые поля.

Повышению механической прочности панциря могут способствовать борозды, концентрическая и тангенциальная волнистость створки, выпуклости, одновременно увеличивающие ассимиляционную поверхность клеток. Такие образования, усложняющие рельеф створок главным образом у центрических диатомей различного систематического положения, можно расценивать как конвергентные признаки.

Ассимиляционная поверхность панциря у некоторых центрических и бесшовных пеннатных диатомей увеличивается также за счет вставочных ободков. В большинстве случаев они характерны для молодых центрических родов (*Eucampia* Ehr., *Atteya* T. West, *Ditylum* Bail., *Lithodesmium* Ehr., *Guinartia* Peraj., *Dactyliosolen* Castr., *Bacterosira* Gran.) и очень редко встречаются у древних. У пеннатных диатомей вставочные ободки часто несут септы на одном или обоих полюсах (сем. *Tabellariaceae* Kütz.), или септы на вставочных ободках отсутствуют (род *Fragilaria* Lyngb.). Возникновение вставочных ободков в процессе эволюции и их таксономическое значение требуют исследований. Однако можно предполагать, что их происхождение у центрических и пеннатных диатомей объясняется конвергенцией.

Неотъемлемой чертой панциря всех диатомей независимо от их геологического возраста и положения в системе является наличие у него перфораций. По мнению Прошкиной-Лавренко (1974а, б), строение перфораций должно отражать родственные взаимоотношения таксонов. Однако этот вопрос все еще остается слабо изученным, хотя с помощью электронного микроскопа исследована ультраструктура огромного числа видов и многих родов диатомей. В большинстве случаев систематики издавна используют плотность и характер расположения ареол на створке для определения видов и внутривидовых таксонов. При выделении же крупных таксономических единиц особенностям перфораций обычно не уделяется должного внимания. Некоторое исключение представляет классификация Ross и Sims (1973), в которой при характеристике родов, семейств и порядков указывается также тип ареол.

Вместе с тем перфорации несомненно заслуживают самого пристального внимания, так как известно, что именно наиболее общие признаки позволяют судить о родственных взаимоотношениях таксонов высокого ранга (Рауп, Стэнли, 1974). Действительно, сравнительно-морфологический анализ показывает, что каждому таксону высокого ранга присущи определенные типы строения ареол и характер их расположения.

Наиболее примитивным, пороидным, по Ross и Sims (1972), типом ареол обладают некоторые древние порядки класса *Centrophyceae* и подавляющее большинство пеннатных диатомей. Однако характер их расположения на панцире является специфическим для каждого крупного таксона. Так, у порядка *Auliscales* мелкие круглые ареолы распределены беспорядочно или образуют короткие, часто извилистые, радиально расходящиеся штрихи. Среди наиболее древних представителей порядка *Biddulphiales* имеются формы, у которых довольно крупные, часто не одинаковые по очертаниям и размерам ареолы свободно расположены на лицевой поверхности створки без особого порядка или по спирали. У менее примитивных форм ареолы более правильные, круглые, одинаковых размеров, находятся на лицевой поверхности створки главным образом радиальными рядами. У пеннатных же диатомей ареолы образуют более или менее параллельные друг другу ряды, у большинства симметричные по отношению к средней оси створки. Можно предполагать, что дивергенция этих порядков началась на ранних этапах развития диатомей от предка, обладавшего наиболее примитивными ареолами.

Более сложный, по Ross и Sims (1972), локулярный тип ареол произошел от пороидного. Этот тип ареол известен у многих центрических диатомей. На створке ареолы образуют радиальные концентрические или тангенциальные ряды. У различных таксономических групп они имеют свои особенности. В порядке *Coscinodiscales* локулярные ареолы имеют велум на внешней стороне и крупное отверстие, ведущее в полость клетки, на внутренней. Для древнего сем. *Coscinodiscaceae* характерно преимущественно расположение ареол на всей поверхности створки, за исключением центрального поля. Ареолы у древних родов и видов этого семейства обычно полигональные и образуют сплошную сеть (древние виды рода *Coscinodiscus* Ehr., *Pseudotriceratium* Grun.), а свободные округлые ареолы появляются в процессе эволюции вторично и известны главным образом у более молодых родов (*Craspedodiscus* Ehr.) и видов. Разреженные округлые ареолы, более или менее равномерно расположенные на створке, часто встречаются у представителей сем. *Hemidiscaceae* Hendey emend. Simonsen, возникшего значительно позднее, чем сем. *Coscinodiscaceae*, по-видимому, в конце эоцена или олигоцена. У другого молодого сем. *Asterolampraceae* H. L. Smith ареолы находятся на отдельных участках створки, тогда как внешняя и внутренняя стенки особых камер остаются бесструктурными.

Локулярные ареолы, имеющие велум на внутренней стороне, и крупное отверстие на наружной, типичны для рода *Thalassiosira* Cl. Характер их расположения у отдельных видов очень напоминает род *Coscinodiscus*. Ross и Sims (1972) считают ареолы этих двух родов конвергентными признаками, возникшими независимо в разных ветвях филогенетического древа. Это нашло отражение в их системе: сем. *Thalassiosiraceae* включено в подпорядок I, тогда как сем. *Coscinodiscaceae* — в II. Эту точку зрения разделяет и автор настоящей статьи, относя указанные семейства соответственно к порядкам *Melosirales* и *Coscinodiscales* (Глезер, 1981); Simonsen (1979) же объединяет семейства *Thalassiosiraceae* и *Coscinodiscaceae* в один подпорядок.

По-видимому, в процессе эволюции могут появляться новые типы ареол. Так, у видов молодого рода *Melosira* Ag. s. str. обнаружены своеобразные локулярные ареолы, закрытые ситовидными мембранами с внутренней и внешней сторон и соединенные между собой «проходами» в боковых стенках (Crawford, 1973; Heimdal, 1973). Образование этих ареол в процессе онтогенеза клетки позволяет предполагать их происхождение от псевдолокулярных. Тип ареол может иногда изменяться и у видов одного рода. Так, например, согласно наблюдению И. В. Макаровой (1979), у некоторых современных видов рода

Thalassiosira Cl. со слабо окремнелым панцирем вместо типичных для рода локулярных ареол образуются псевдолокулярные.

Если тип ареол и общий характер их расположения на створке обычно присущи крупным таксономическим группам диатомей, то детали строения ареол, по-видимому, могут иметь таксономическое значение в систематике видов и родов. Как и многие признаки, велум ареол может иметь конвергентное сходство у диатомей различного систематического положения, например вола имеется у *Arachnoidiscus ehrenbergii* Bail. и *Didymosphenia geminata* (Lyngb.) M. Schmidt, рота — у *Rhaphoneis amphiceros* Ehr., *Biddulphia* (?)[1] *titiana* Grun. (Hendey, 1959) и *Lampriscus shadboltianus* (Grev.) Perag. (Ross, Sims, 1980). Очень широкое распространение имеет крибрум, но форма, величина и расположение его пор специфичны для отдельных родов и видов. В процессе эволюции строение велума у разных типов ареол может, по-видимому, усложняться. Этот вопрос изучен пока недостаточно, тем не менее отдельные примеры могут представить несомненный интерес. У древних родов локулярные ареолы имеют обычно велум в виде крибрума. У молодого рода *Trigonium* Cl. s. str. велум более сложного строения. По данным Ross и Sims (1971), он представляет собой колпачок с отверстиями, прикрытыми мембраной в виде роты и со щелевидными отверстиями в основании. Очень сложно устроены псевдолокулярные ареолы и у молодого рода *Triceratium* Ehr. s. str. Велум ареол у *T. favus* Ehr. имеет вид купола, состоящего из отдельных фасеток, на поверхности которых есть один или два маленьких выроста, а в основании — серповидные щели, открывающиеся в пору, ведущую внутрь створки (Miller, Collier, 1978).

Широко распространены у диатомей, хотя и в меньшей степени, чем ареолы, трубковидные выросты, среди которых наиболее важное значение придается двугубым выростам и выростам с опорой (Hasle, 1973a, c; Ross, Sims, 1973; Simonsen, 1979).

Считается, что выросты с опорой — характерный признак сем. *Thalassiosiraceae* (Hasle, 1973a; Ross, Sims, 1973; Макарова, 1975; Simonsen, 1979).

Двугубые выросты обнаружены у подавляющего большинства центрических и бесшовных пеннатных, у диатомей со швом такие образования представляют редкое исключение (Hasle, 1972, 1973c; Ross, Sims, 1973; Simonsen, 1979). Существует предположение (Hasle, 1972, 1973c), что через щель этих выростов в полость клетки могут проникать вещества, для которых мембраны непроницаемы. Эти выросты служат также для выделения слизи (Fryxell, Hasle, 1973). Л. Еркович и А. Юриль (1975) считают, что благодаря этим выростам бесшовные пеннатные и центрические диатомеи способны к слабому движению — «шевелению». Не исключено, что двугубые выросты могут выполнять несколько функций. Во всяком случае широкое распространение у диатомей двугубых выростов свидетельствует об их большой роли в жизни клеток. Современные исследования показывают, что этот признак несомненно имеет важное таксономическое значение и требует дальнейшего, еще более углубленного изучения.

При выделении подпорядков в порядке *Centrales* Simonsen (1979) основывается на расположении трубковидных выростов (независимо от их строения) на створке, характерными же признаками семейств в этом порядке и подпорядке *Arhaphidineae* он считает число и особенности расположения на створке двугубых выростов. Согласно Simonsen, они могут образовывать краевое кольцо, находиться на всей лицевой поверхности створки, в ее центре или в углах, отсутствие же выростов объясняется их редукцией.

По-видимому, характер расположения двугубых выростов действительно обусловлен генетически и несет информацию о родственных взаимоотношениях таксонов, независимо от формы створок. Так, у диатомей с биполярными створками, относящимися к порядку *Biddulphiales* (*Hemiaulus* Ehr., *Biddulphia*, *Terpsinoë* Ehr., *Anaulus* Ehr.), выросты большей частью находятся в центре створки, в порядке *Arhaphales* они расположены у полюсов, а у представителей порядка *Coscinodiscales* (*Actinocyclus ellipticus* Grun.) образуют кольцо по краю створки. У видов рода *Sheshukovia* Gles., имеющих типичные для рода треугольные створки и вторично возникшие округлые (*S. mamillianum* (Debes) Gles., *S. vetusta* (Debes) Gles.), наблюдается одинаковое расположение нескольких выростов в средней части створки. У рода *Pseudotriceratium* Grun., также имеющего треугольные створки, двугубые выросты характеризуются таким же расположением, как и у близкородственных родов сем. *Coscinodiscaceae* Kütz. с круглыми створками.

---

[1] Здесь и ниже знак вопроса поставлен в случаях, если имеются сомнения в родовой или видовой принадлежности таксона.

По-видимому, иногда этот признак все же может быть конвергентным. Например, у рода *Triceratium* Ehr. s. str. обнаружено краевое кольцо двугубых выростов (Miller, Collier, 1978), но остальные признаки настолько специфичны, что положение этого рода в системе диатомей пока не ясно и требует изучения.

У большинства представителей порядка *Biddulphiales* двугубые выросты (один и более) находятся на лицевой поверхности створки, в ее средней части, ближе к углам или в центре, в порядке же *Coscinodiscales* они часто образуют кольцо и тяготеют к краю створки. У отдельных семейств этого порядка расположение выростов имеет свои особенности: в сем. *Heliopeltaceae* H. L. Smith они чаще всего краевые, в сем. *Asterolampraceae* — находятся на проксимальных концах камер, в сем. *Coscinodiscaceae* — отличаются большим разнообразием; так, у современных видов древнего рода *Coscinodiscus* Ehr., кроме краевого кольца, почти на всей лицевой поверхности створки имеются двугубые выросты, а также одиночные — в ее центре (Fryxell, Hasle, 1973; Simonsen, 1979).

Simonsen считает, что установленные им три типа расположения выростов на створке могут явиться основой для разделения обширного рода *Coscinodiscus* на более мелкие самостоятельные роды. К самому примитивному он относит тип А с краевым кольцом двугубых выростов и с одним или несколькими центральными. Несомненно, что в процессе эволюции происходили какие-то изменения в строении и характере расположения двугубых выростов, но вопрос этот сложный, мало исследованный. Обращает на себя внимание, что у изученных позднемеловых видов рода *Coscinodiscus* имеются представители всех трех групп, выделяемых Simonsen. Один центральный вырост отчетливо виден у кампанского *C. centroaculeatus* Streln., группа центральных выростов — у *C. symbolophorus* Grun., широко распространенного в позднем мелу, ясные двугубые выросты на лицевой поверхности створки имеются у *C. obscurus* A. S. (?) из маастрихта Калифорнии. Наконец, можно предполагать, что «краевые шипики» у позднемеловых *C. circumspectus* Long, Fuge et Smith и у *C. ildicoi* Hajós представляют собой краевое кольцо двугубых выростов.

Кроме особенностей расположения выростов на створке, по-видимому, важное таксономическое значение для родов и видов могут иметь их строение и размеры. Этот вопрос также изучен пока недостаточно, хотя примеров в настоящее время накопилось довольно много. Так, у видов рода *Aulacodiscus* Ehr. двугубые выросты крупные, с подковообразной щелью и сильно развитой наружной частью (Ross, Sims, 1970); у одного из видов рода *Asteromphalus* Ehr. — *A. heptactis* (Breb.) Ralfs — выросты также имеют подковообразную щель, но наружная часть их не развита (Montgomery, 1978); у рода *Abas* Ross et Sims на наружной трубковидной части выроста имеется длинный зубец (Ross, Sims, 1980); для рода *Sturtiella* Simonsen et Schrader характерны двугубые выросты с особой камерой (Simonsen, Schrader, 1973); у родов сем. *Rutilariaceae* Pant. двугубый вырост модифицирован в периплектон.

По-видимому, в процессе эволюции морфология выростов может усложняться. Например, у молодых родов *Lithodesmium* Ehr. (Stosch, 1980) и *Streptotheca* Shrubsole (Stosch, 1977) двугубые выросты имеют двойную щель, а у некоторых молодых видов рода *Coscinodiscus* наряду с обычными, относительно мелкими выростами имеются два крупных (Fryxell, Hasle, 1973; Simonsen, 1979).

К числу широко распространенных у пеннатных диатомей признаков относится шов, важное таксономическое значение которого нашло отражение во многих системах.

Большую ценность для систематики могут иметь также признаки, свойственные только отдельным родам или семействам, некоторые из них уже упоминались выше, но число их может быть увеличено. К таким признакам относятся пустулы у *Neobrunia* O. Kuntze (Hendey, 1981), ложный узелок для представителей сем. *Hemidiscaceae* Hendey emend. Simonsen (Simonsen, 1979), строение, положение и число на створке особых камер со щелью для родов сем. *Asterolampraceae* H. L. Smith (Gombos, 1980) и целый ряд других.

Все признаки у диатомей тесно скоррелированы. Для каждого таксона характерны определенное сочетание признаков и их качественное и количественное выражения, выработавшиеся в процессе эволюции в результате естественного отбора. Так, характер и плотность расположения перфораций на панцире и их строение определяют не только ассимиляционные способности клеток, но и механические свойства панциря, развитие и расположение механических элементов структуры. Чем меньше расстояние между перфорациями, тем меньше удельный вес панциря, больше его ассимиляционная поверхность. Однако при тесном расположении пороидных ареол прочность панцирей снижается, укреплению же его способствует развитие сети тонких ребер (псевдолокулярные ареолы), грубых ребер, псевдосепт, бесструктурных участков. Локулярные ареолы, часто полигональные, образующие сплошную сеть, обеспечивают наибольшую ассимиляционную способность клетки при наименьшем удельном весе. У форм с локулярными ареолами ребра обычно отсутствуют и чаще всего образуются бесструктурные участки в виде центрального поля, гиалиновых пятен вокруг щелевидных выростов, радиальных лучей.

Кроме морфологических особенностей панциря диатомей, Simonsen (1972, 1979) в качестве таксономически важных признаков рассматривает колониальный образ жизни и образование покоящихся спор. То и другое он считает показателем примитивности. Первый признак уже рассматривался выше. Что же касается второго, то, на наш взгляд, скорее правы Ross и Sims (1973), которые рассматривают существование покоящихся спор как приспособление к перенесению неблагоприятных условий. Действительно, если проанализировать роды с покоящимися спорами, то окажется, что среди них имеется целый ряд видов молодых, и не только центрических, но и пеннатных («Диатомовый анализ», 1949—1950; «Диатомовые водоросли СССР», 1974).

Диатомовым водорослям, так же как и другим группам растений и животных, присуще явление, известное в литературе как эволюционная разновозрастность (Тахтаджян, 1954), или мозаичность признаков (Майр, 1974; Рауп, Стэнли, 1974). Исследование диатомей в таком плане до сих пор не проводилось, хотя выявление примитивных и эволюционно продвинутых признаков имеет первостепенное значение при разработке их филогенетической систематики. Пока можно ограничиться несколькими иллюстрациями к этому положению. У пеннатных диатомей наряду с высокоспециализированным образованием — швом — сохранился примитивный пороидный тип ареол. У представителей порядка *Biddulphiales* пороидный тип ареол может сочетаться со сложной формой панциря и высокоспециализированными выростами с дифференцированной структурой. В порядке *Melosirales* наряду с наиболее примитивной формой панциря развиваются сложные приспособления для образования колоний — периплектон, выросты с опорой. Безусловно прав А. П. Скабичевский (1981 : 118), когда пишет: «вряд ли мы вправе сказать, что обладающий швом род *Gomphonema* стоит выше рода *Lycmophora*, у которого шва нет, но клетка усложнена множеством вставочных пластинок. Несомненно, что клетки родов *Rhabdonema* Kütz., *Grammatophora* Ehr. проделали не менее сложную эволюцию, чем виды семейства *Naviculaceae*».

Таким образом, оценка признаков у диатомовых водорослей требует всестороннего анализа их морфологических особенностей, связанных с приспособлением к условиям существования и становлением в процессе эволюции.

ЛИТЕРАТУРА

Глезер З. И. (1979). Эволюция и систематика порядка *Biddulphiales* (*Bacillariophyta*). Палеонтол. ж., 1. — Глезер З. И. (1981). К разработке новой классификации диатомовых водорослей. Тез. к докл. на II Всес. палеоальголог. совещ. Киев. — Диатомовый анализ. (1949—1950). Л., Госгеолтехиздат. — Диатомовые водоросли. (1951). В кн.: Определитель пресноводных водорослей СССР. 4. М., Сов. наука. — Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). (1974). Л., Наука. — Еркович Л., Юриль А. (1975). Значение нанноморфологических характеров в систематике и классификации диатомовых водорослей. God. Biol. Inst. Univ. Sarajevu, 28. — Майр Э. (1971). Принципы зоологической систематики. М., Мир. — Майр Э. (1974). Популяции, виды и эволюция. М., Мир. — Макарова И. В. (1975). О систематическом положении рода *Thalassiosira* Cl. и филогении семейства *Thalassiosiraceae* Lebour emend. Hasle (*Bacillariophyta*). Бот. ж., 60, 10. — Макарова И. В. (1979). Род *Thalassiosira* Cl. (морфология, эволюция, география, экология, систематика). Автореф. докт. дис. Л. — Основы палеонтологии. (1963). М., Изд. АН СССР. — Полянский В. И. (1936). К вопросу о значении таксономических единиц у низших водорослей. Тр. Бот. инст. АН СССР, 3. — Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. (1977). Бот. ж., 62, 2. — Прошкина-Лавренко А. И. (1974а). О таксономии диатомовых водорослей. (*Baccillariophyta*). Бот. ж., 50, 6. — Прошкина-Лавренко А. И. (1974б). Принципы систематики диатомовых водорослей. В кн.: Диатомовые водоросли СССР (ископаемые и современные). Л., Наука. — Рауп Д., Стэнли С. (1974). Основы палеонтологии. М., Наука. — Скабичевский А. П. (1981). Вселение диатомовых водорослей в пресные воды. Бюл. МОИП, отд. биол., 86, 1. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., Изд. ЛГУ. — Топачевский А. В. (1962). Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей. Киев, Изд. АН УССР. — Crawford R. (1973). The structure and formation of the siliceous wall of the diatoms *Melosira nummuloides* (Dillw.) Ag. Beih. Nova Hedw., 45. — Fryxell G. A., Hasle D. R. (1973). *Coscinodiscaceae*: some consistent patterns in Diatom morphology. Beih. Nova Hedw., 45. — Gombos A. M. (1980). The early history of the diatom family *Asterolampraceae*. Bacillaria, 3. Braunschweig. — Hasle G. R. (1972). Two types of valve processes in centric diatoms. Beih. Nova Hedw., 39. — Hasle G. R. (1973a). *Thalassiosiraceae*, a new diatom family. Norweg. J. Bot., 20. — Hasle G. (1973b). Some marine plankton genera of the diatom family *Thalassiosiraceae*. Beih. Nova Hedw., 45. — Hasle G. R. (1973c). The «Mucilage Pore» of pennate diatom. Beih. Nova Hedw., 45. — Hasle G. R., Syversten E. E. (1980). The diatom genus *Gerataulina*: morphology and taxonomy. Bacillaria, 3. Braunschweig. — Heimdal B. R. (1973). The fine structure of the frustules of *Melosira mummuloides* and *M. arctica* (*Bacillariophyceae*). Norweg. J. Bot., 20. — Hendey N. I. (1959). The structure of the diatom cell wall as revealed by the electron microscope. J. Queckett Micr. Club, ser. 4, 5, 5. — Hendey N. I. (1981). Note on the genus *Neobrunia* O. Kuntze. Bacillaria, 4. Braunschweig. — Hoban M. A., Fryxell G. A., Buck K. R. (1980). Biddulphioid diatoms: resting spores in antarctic *Eucampia* and *Odontella*. J. Phycol., 16. — Hustedt F. (1927—1966). Die Kieselalgen. 1—3. In: Rahenhorst's Kryptogamen Flora von Deutschland, Österreichs und der Schweiz, 7. — Miller W., Collier A. (1978). Ultrastructure of the frustule of *Triceratium favus* (*Bacillariophyceae*). J. Phycol., 14, 1. — Montgomery R. T. (1978). A taxonomia study of Florida keys benthic diatoms based on scanning electron microscopy. The Florida State University college of arts and sciences. — Proposals for standardization of diatom terminology and diagnoses. (1975). Beih. Nova Hedw., 53. — Ross R., Cox E. J., Karayeva N. I., Mann D. G., Paddock T. B. B., Simonsen R., Sims P. A. (1979). An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. Beih. Nova Hedw., 64. — Ross R., Sims P. A. (1970). Studies of *Aulacodiscus* with the scanning electron microscope. Beih. Nova Hedw., 31. — Ross R., Sims P. A. (1971). Generic limits in the *Biddulphiaceae* as indicated by the scanning electron microscope. In: Heywood V. H. Scanning electron microscopy systematic and evolutionary application. London. — Ross R., Sims P. A. (1972). The fine structure of the frustule in centric diatoms: a suggested terminology. Brit. Phycol. J., 7. — Ross R. P., Sims P. (1973). Observations on family and generic limits in the *Centrales*. Beih. Nova Hedw., 45. — Ross R., Sims P. A. (1980). *Syringidium* Ehrenb., *Dextradonator* Ross et Sims now. gen. and *Abas* Ross et Sims nov. gen. Bacillaria, 3. Braunschweig. — Schütt F. (1896). *Bacillariales* (*Diatomeae*). In: Engler K., Prantl A. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 1, 16. — Simonsen R. (1972). Ideas for a more natural system of the centric diatoms. Beih. Nova Hedw., 39. — Simonsen R. (1979). The diatom system: ideas on phylogeny. Bacillaria, 2. Braunschweig. — Simonsen R., Schrader H.-J. (1973). On the fine structure of the centric diatom *Craspedoporus elegans* Grove et Sturt. Beih. Nova Hedw., 45. — Stosch von A. (1977). Remarks on *Bellerochea* and *Streptotheca*. Including three new planktonic Diatom species. Beih. Nova Hedw., 54. — Stosch von A. (1980). The two *Lithodesmium* species (*Centrales*) of European waters. Bacillaria, 3. Braunschweig.

Всесоюзный научно-исследовательский
геологический институт,
Ленинград.

Получено 30 IX 1982.

SUMMARY

A comparative-morphological analysis of fossil and modern diatoms allows to determine taxonomical significance of a series of characters (the form of frustule and shells, ocellus? and pseudoocellus?, the structure and the character of arrangement of areoles on the shell, labiate processes and some others), that are important in elaborating phylogenetic classification.

УДК 537.533.35 : 581.45 : 582.919.2

А. А. Степанова

ИЗМЕНЕНИЕ УЛЬТРАСТРУКТУРЫ СОЛЕВЫХ ЖЕЛЕЗОК ЛИСТА *LIMONIUM PLATYPHYLLUM* (*PLUMBAGINACEAE*) ПРИ ИНДУКЦИИ СЕКРЕЦИИ ХЛОРИСТОГО НАТРИЯ

A. A. STEPANOVA. ULTRASTRUCTURAL MODIFICATION OF LEAF SALT GLANDS IN *LIMONIUM PLATYPHYLLUM* (*PLUMBAGINACEAE*) AFTER INDUCTION OF SODIUM CHLORIDE SECRETION

Исследована ультраструктура солевых железок растущих листьев до начала и спустя 4.5 и 18 ч после индукции секреции хлористого натрия. Во внутренних клетках большей части железок при переходе к активному транспорту ионов происходят следующие изменения: 1) все вакуоли перемещаются к периферии клеток и вступают в контакт с плазмалеммой, причем во внутренних бокаловидных клетках они смещаются только к стенке, смежной с секреторными и побочными клетками; 2) увеличивается парциальный объем хондриома и развивается митохондриальный ретикулум; 3) увеличивается число свободных рибосом цитоплазмы и активизируется ядрышко. Выдвигается предположение, что в секреции принимают участие вакуоли, в которых ионы активно аккумулируются и из которых пассивно выводятся в апопласт железки через контакт тонопласта с плазмалеммой. Сделан вывод, что синтез мембранных транспортных белков происходит на свободных рибосомах цитоплазмы.

Солевые железки растений представляют собой интересный объект для решения многих проблем секреции, синтеза белка и роли органелл в жизнедеятельности клетки. К настоящему времени они изучены у большого числа представителей покрытосемянных, однако остается нерешенным и дискуссионным ряд вопросов, касающихся роли отдельных клеток железок в секреторном процессе, локализации ионных насосов, механизмов секреции.

В ряде работ (Thomson, Liu, 1967; Thomson et al., 1969; Васильев, 1977, и др.) высказывались предположения, что обнаруженные в клетках солевых железок растений микровакуоли и протуберанцы оболочки связаны с секреторной функцией. В вопросе о возможных местах локализации ионных насосов, ответственных за активный транспорт ионов, нет единого мнения. Считают, что у солевых железок *Tamarix aphylla* активный транспорт связан с тонопластом (Thomson et al., 1969), у видов *Limonium* (Hill A., Hill B., 1973a; Васильев, 1977) — с плазмалеммой, у *Frankenia grandifolia* (Campbell, Thomson, 1976a) — с обеими мембранами.

У *Plumbago capensis* внутренние клетки солевых железок листа в период секреции нерастворимых карбонатов кальция и магния содержат протуберанцы оболочки, тогда как вакуом в них слабо развит и представлен лишь небольшим числом мелких вакуолей (Степанова, 1983). Это привело нас к предположению, что в клетках солевых железок данного растения насосы, осуществляющие активный транспорт карбонатов кальция и магния, локализованы в плазмалемме. Представляло интерес изучить (с применением метода морфометрии) ультраструктуру солевых железок листа другого представителя сем. *Plumbaginaceae* — *Limonium platyphyllum*, произрастающего на незасоленной почве, исследовать ее изменения при помещении листьев в раствор хлористого натрия, сравнить полученные данные с имеющейся информацией о тонкой структуре солевых железок других видов растений.

Материал и методика

Исследовали ультраструктуру солевых железок растущих ($^1/_2$ окончательного размера), еще не секретирующих минеральные ионы листьев *Limonium platyphyllum* Linz., произрастающего в Ботаническом саду г. Ленинграда, и железок срезанных листьев через 4.5 и 18 ч после индукции секреции, вызванной помещением их черешками в 3%-й раствор хлористого натрия. Уже через 2 ч после переноса листьев в солевой раствор на их поверхности можно было наблюдать капли выделяющегося секрета. Через 4.5 ч количество жидкого секрета было максимальным, а через 18 ч листья покрывались кристалликами соли.

Железки окончивших рост листьев растения, произрастающего в почве, осуществляли секрецию нерастворимых карбонатов, однако отложения солей на поверхности листьев не были обильными. После того, как листья перенесли в 3%-й раствор хлористого натрия, они завядали и поэтому не исследовались.

Перед фиксацией листья промывали дистиллированной водой для удаления секрета с поверхности. Материал фиксировали глутаральдегидом-осмием и заливали в эпон.

Морфометрическое исследование проводили по методу, описанному D. F. Parkhurst (1982). Доверительные интервалы определяли по таблице Р. Б. Стрелкова (1966).

Результаты исследования

Солевые железки *Limonium platyphyllum* расположены на обеих сторонах листа. На 1 см^2 верхней поверхности растущих ($^1/_2$ окончательного размера) листьев насчитывается в среднем 800 железок, нижней — 1500. Диаметр железок составляет 30—35 мкм. Около половины железок на обеих сторонах листа окружены 5—7 одноклеточными простыми волосками эпидермального происхождения (рис. 1, *А*) или кольцом из 6—8 основных эпидермальных клеток.

Железка состоит из 16 клеток, почти полностью охваченных слоем кутикулы (рис. 1, *Б*), и 4 собирательных клеток. Анатомическое строение железок изучил А. Е. Васильев (1977). Кутикула железок формирует небольшой сплошной валик в тонкой оболочке между наружными и внутренними бокаловидными клетками (рис. 2, *1*, стрелка — см. вклейку). Плазмалемма наружных бокаловидных клеток находится в плотном контакте с кутикулярным валиком.

Железки до индукции секреции хлористого натрия. В растущих листьях *Limonium platyphyllum*, выращенного в Ботаническом саду г. Ленинграда, отдельные солевые железки заметно не различаются по количественным и качественным признакам ультраструктуры. Они в равной мере насыщены вакуолями, митохондриями, свободными рибосомами, элементами гранулярного ретикулума и диктиосомами. В пределах каждой железки различия наблюдаются между наружными бокаловидными и остальными (внутренними) клетками (см. таблицу). Наружные бокаловидные клетки вакуолизированы сильнее, чем внутренние. Для внутренних клеток железок характерны мелкие, беспорядочно расположенные в толще цитоплазмы вакуоли, для наружных — крупные, занимающие бо́льшую часть клетки. Во всех клетках железок контакты между различными типами мембран почти не отмечены. Внутренние клетки более насыщены митохондриями, в несколько раз богаче элементами эндоплазматического ретикулума (ЭР) и диктиосомами, чем наружные бокаловидные, а также собирательные клетки и клетки палисадного мезофилла. В структуре митохондрий и ЭР разница между клетками железок не обнаружена. Митохондрии округлой формы (0.3—0.4 мкм) с довольно сильно развитой системой хаотично ориентированных крист, редкими мелкими интрамитохондриальными гранулами и небольшими ДНК-зонами. Они встречаются в любом участке клетки и не образуют скоплений. Элементы ЭР — цистерны, мембраны которых покрыты редкими рибосомами. Цистерны обычно собраны по 2—3 или образуют однослойные футляры вокруг вакуолей (рис. 2, *2*).

Аппарат Гольджи во внутренних клетках солевых железок активный, диктиосомы производят большое число крупных пузырьков с фибриллярным материалом, а также немногочисленные светлые пузырьки с темной гранулой и

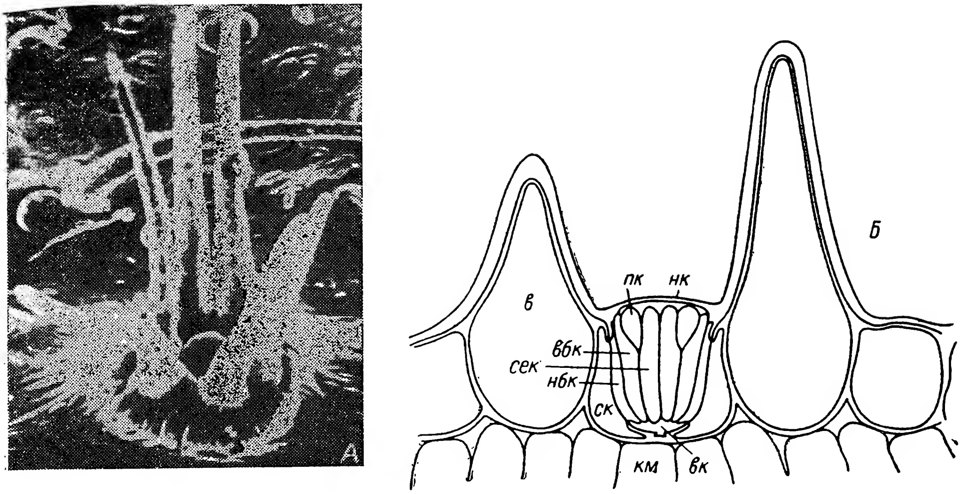


Рис. 1. Общий вид железки.

А — в плане (сканирующий электронный микроскоп), ×500; Б — на поперечном срезе листа (схема); *в* — волосок, *вбк* — внутренняя бокаловидная клетка, *вк* — внутренняя кутикула, *км* — клетка мезофилла, *нбк* — наружная бокаловидная клетка, *нк* — наружная кутикула, *пк* — побочная клетка, *сек* — секреторная клетка, *ск* — собирательная клетка.

окаймленные. В периплазматическом пространстве внутренних клеток наблюдаются значительные отложения тонкофибриллярного материала (вероятно слизи), сходного с содержимым крупных пузырьков Гольджи. Аналогичный материал отмечен в крупных межклетниках и собирательной полости. Помимо фибриллярного секрета, в периплазматическом пространстве клеток можно встретить массивные отложения аморфного темного вещества, напоминающего вещество пузырьков Гольджи с темной гранулой. В наружных бокаловидных клетках аппарат Гольджи выглядит неактивным, и секрет в периплазматическом пространстве отсутствует.

Пластидом во всех клетках железок представлен немногочисленными полиморфными бескрахмальными лейкопластами. В строме пластид встречаются скопления из 2—13 темных пластоглобул. В ядрах всех клеток солевых железок преобладает диффузный хроматин. Ядрышко (1.0 мкм в диам.) одно, довольно плотное, с преобладанием фибриллярного компонента (рис. 2, *3*).

Гиалоплазма клеток солевых железок умеренной электронной плотности. По степени насыщенности свободными рибосомами клетки железок не различаются между собой (рис. 3). В них редко встречаются липидные капли, микротельца, микротрубочки и мультивезикулярные тельца. Во внутренних бокаловидных клетках (в стенках, смежных с секреторными и побочными клетками) в небольшом числе развиваются протуберанцы оболочки.

Железки после индукции секреции хлористого натрия. В растущих листьях через 4.5 ч после индукции секреции приблизительно у $^{1}/_{3}$ железок ультраструктура остается без изменений, в то время как у большей части происходят существенные перемены, которые наблюдаются во всех клетках железок, за исключением наружных бокаловидных. Прежде всего они касаются топографии вакуолей, митохондрий, пластид и ретикулума. Все митохондрии и пластиды смещаются в центр клеток, концентрируясь около ядра (рис. 4, *3* — см. вклейку), а вакуоли, напротив, перемещаются к периферии протопласта. Элементы гранулярного ретикулума, группируясь в пространстве между вакуолями и митохондриями, образуют подобие эргастоплазмы (рис. 2, *4*). В побочных и секреторных клетках они наиболее обильны в апикальной части клеток, а в базальной встречаются лишь рыхло расположенные одиночные цистерны. Иногда можно наблюдать цистерны ретикулума на близком расстоянии от плазмалеммы, митохондрий, вакуоли и ядерной оболочки. Цистерны ретикулума по-прежнему редко покрыты рибосомами.

У части железок резко снижается активность аппарата Гольджи.

Парциальный объем (проценты) основных компонентов клеток солевых железок и палисадного мезофилла растущих листьев

Тип клеток	Ядро	Вакуом	Цитоплазма	Пластидом	Хондриом	Ретикулум	Аппарат Гольджи	Клеточная оболочка	Протуберанцы оболочки
Железки до секреции хлористого натрия									
Секреторные	$\frac{27.73}{0.82}$	$\frac{21.26}{0.14}$	$\frac{20.4}{1.31}$	$\frac{1.33}{0.32}$	$\frac{11.4}{0.65}$	$\frac{10.03}{1.14}$	$\frac{5.93}{0.65}$	$\frac{1.93}{0.32}$	Нет
Побочные	$\frac{28.05}{0.66}$	$\frac{20.3}{1.33}$	$\frac{20.66}{1.06}$	$\frac{1.43}{0.26}$	$\frac{10.94}{0.93}$	$\frac{11.47}{0.93}$	$\frac{4.89}{0.40}$	$\frac{2.26}{0.26}$	»
Внутренние бокаловидные	$\frac{27.36}{0.93}$	$\frac{19.43}{1.39}$	$\frac{19.93}{2.17}$	$\frac{1.56}{0.15}$	$\frac{11.37}{0.77}$	$\frac{10.43}{0.62}$	$\frac{3.87}{0.30}$	$\frac{2.12}{0.15}$	$\frac{3.93}{0.46}$
Наружные бокаловидные	$\frac{29.06}{0.84}$	$\frac{32.06}{1.50}$	$\frac{22.25}{1.20}$	$\frac{2.08}{0.42}$	$\frac{8.50}{0.64}$	$\frac{3.08}{0.40}$	$\frac{1.33}{0.20}$	$\frac{1.64}{0.30}$	Нет
Железки через 4.5 ч после индукции секреции хлористого натрия									
Секреторные	$\frac{26.15}{0.77}$	$\frac{20.71}{0.96}$	$\frac{14.80}{1.15}$	$\frac{2.49}{0.12}$	$\frac{16.95}{1.02}$	$\frac{11.35}{0.96}$	$\frac{5.19}{0.57}$	$\frac{2.36}{0.06}$	Нет
Побочные	$\frac{26.13}{0.70}$	$\frac{21.12}{0.64}$	$\frac{12.68}{1.14}$	$\frac{1.65}{0.14}$	$\frac{17.93}{1.34}$	$\frac{13.43}{0.93}$	$\frac{4.48}{0.43}$	$\frac{2.58}{0.07}$	»
Внутренние бокаловидные	$\frac{27.05}{1.18}$	$\frac{21.00}{1.89}$	$\frac{13.45}{1.77}$	$\frac{1.86}{0.23}$	$\frac{17.00}{2.01}$	$\frac{10.15}{0.94}$	$\frac{4.04}{0.70}$	$\frac{2.50}{0.11}$	$\frac{2.95}{0.35}$
Наружные бокаловидные	$\frac{28.86}{1.30}$	$\frac{35.54}{1.65}$	$\frac{19.54}{2.24}$	$\frac{2.00}{0.23}$	$\frac{7.59}{0.70}$	$\frac{3.09}{0.47}$	$\frac{1.11}{0.15}$	$\frac{2.27}{0.23}$	Нет
Собирательные	$\frac{28.93}{0.45}$	$\frac{46.77}{1.80}$	$\frac{5.86}{0.98}$	$\frac{5.93}{0.65}$	$\frac{7.06}{0.70}$	$\frac{2.46}{0.32}$	$\frac{1.53}{0.16}$	$\frac{1.46}{0.23}$	»
Палисадный мезофилл	$\frac{21.8}{0.49}$	$\frac{41.8}{1.08}$	$\frac{5.42}{0.98}$	$\frac{22.33}{0.58}$	$\frac{5.0}{0.32}$	$\frac{1.06}{0.15}$	$\frac{0.86}{0.16}$	$\frac{1.73}{0.26}$	»

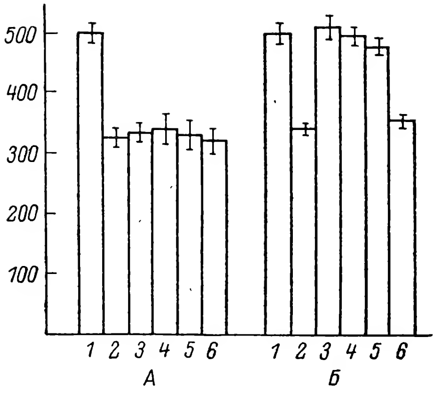
Примечание. В числителе приведены значения парциальных объемов органелл, в знаменателе — доверительные интервалы.

В побочных и секреторных клетках вакуоли распределены по всей поверхности протопласта достаточно равномерно (рис. 4, *1*), а во внутренних бокаловидных клетках они встречаются только у стенок, смежных с секреторными и побочными клетками (рис. 4, *2*). В побочных и секреторных клетках наиболее крупные вакуоли локализуются в апикальной части. Все вакуоли находятся в контакте с плазмалеммой (рис. 4, *4*). В зоне контакта легко выявляется сходное строение плазмалеммы и тонопласта: обе мембраны выглядят асимметричными и имеют одинаковую толщину, с цитоплазмой граничит менее темный и более тонкий слой этих мембран. Между тонопластом и плазмалеммой образуется равномерная по толщине щель, по ширине равная контактирующим мембранам (щелевидный тип контакта). Обычно в зоне контакта тонопласт повторяет извилистые очертания плазмалеммы. Участок тонопласта, свободный от контакта, имеет ровный контур.

Из выбранных нами количественных показателей в железках с измененной структурой существенно возрастает парциальный объем хондриома (см. таблицу). Митохондрии расположены плотно друг к другу; между ними имеются лишь небольшие прослойки гиалоплазмы. У некоторых митохондрий просветляется матрикс и уменьшается число крист. Парциальный объем, занимаемый ядром, вакуомом, ретикулумом и аппаратом Гольджи, остается на прежнем уровне. Степень развития протуберанцев оболочки во внутренних бокаловидных клетках не увеличивается, что согласуется с данными Васильева (1977).

Рис. 3. Плотность распределения свободных рибосом цитоплазмы в клетках солевых железок и палисадного мезофилла растущих листьев.

А — до секреции хлористого натрия, *Б* — через 4.5 ч после индукции секреции. *1* — палисадный мезофилл, *2* — собирательные клетки, *3* — секреторные клетки, *4* — побочные клетки, *5* — внутренние бокаловидные клетки, *6* — наружные бокаловидные клетки. *На оси ординат* — число свободных рибосом на 1 мкм^2 цитоплазмы.



Значительно более плотной становится гиалоплазма, увеличивается число свободных рибосом на 1 мкм^2 площади цитоплазмы (рис. 3). По уровню насыщенности свободными рибосомами наружные бокаловидные клетки намного уступают внутренним и сходны с собирательными. Размер ядрышка значительно (до 1.5 мкм) увеличен (рис. 2, *5*). По плотности оно однородно и состоит в основном из гранулярного компонента.

Через 18 ч после индукции секреции в листьях по-прежнему встречаются железки двух типов: насыщенные митохондриями и свободными рибосомами, с вакуолями, расположенными по периферии клеток, и железки с менее развитым хондриомом, слабо насыщенные рибосомами и беспорядочно расположенными митохондриями. Соотношение типов железок не изменилось. Во внутренних клетках железок первого типа парциальный объем органелл остается прежним. Цистерны ретикулума формируют вакуолеподобные расширения.

Собирательные клетки, сопутствующие солевым железкам, проявляют сходные черты строения в пределах одного листа. Они связаны плазмодесмами с основными эпидермальными клетками (или волосками), мезофиллом листа и железками. Основные признаки ультраструктуры этих клеток оказались сходными у листьев с низким и высоким солевым статусом. Вакуом в этих клетках развит сильно (см. таблицу). По сравнению с внутренними клетками железок собирательные клетки значительно беднее элементами гранулярного ретикулума, диктиосомами и митохондриями. Пластидом собирательных клеток представлен небольшим числом хлоропластов. Гиалоплазма клеток светлая, слабо насыщена рибосомами (рис. 3).

Ультраструктура клеток мезофилла при переходе железок к секреции хлористого натрия не изменилась.

Обсуждение результатов

В растущих листьях *Limonium platyphyllum* до индукции секреции хлористого натрия солевые железки имеют одинаковые черты тонкого строения, они осуществляют синтез и секрецию слизи и какого-то другого гомогенного вещества.

Солевые железки растущих листьев у изученного нами ранее *Plumbago capensis* (Степанова, 1983), на поверхности которых отложения солей отсутствовали, также не различались между собой по ультраструктуре и синтезировали органический секрет. Для железок обоих видов в период, когда они синтезировали и секретировали органические вещества, общими были следующие признаки: светлая гиалоплазма, слабая насыщенность свободными рибосомами, наличие мелких беспорядочно расположенных митохондрий и вакуолей. У клеток железок растущих листьев обоих видов на долю хондриома и ретикулума приходится по 10% объема клетки, пластидом в них в одинаковой мере слабо развит. Различия наблюдаются в активности аппарата Гольджи железок, а именно у *L. platyphyllum* он активен, тогда как у *P. capensis* он не обнаруживает признаков активности. Кроме того, в железках *L. platyphyllum* ретикулум представлен исключительно гранулярной формой, а у *P. capensis* в его состав входят и агранулярные элементы. Обнаруженные различия в активности аппарата Гольджи и строении ретикулума свидетельствуют о различном химическом составе секрета железок у этих видов до перехода их к секреции минеральных ионов. Кроме того, важно отметить, что у *L. platyphyllum* наружные бокаловидные клетки выглядят малоактивными, тогда как у *P. capensis* они имеют такие же признаки ультраструктуры, как и внутренние клетки железок. По-видимому, железки *L. platyphyllum* в растущих листьях осуществляют только наружную секрецию органических веществ (прежде всего слизи), что отличает их от железок *P. capensis*, предположительно осуществляющих, помимо наружной, и внутреннюю секрецию (по-видимому, гормонов). Судя по идентичности ультраструктурных признаков, все солевые железки у обоих видов в период, когда они еще не приступили к секреции минеральных ионов, функционируют синхронно, но картина резко изменяется при переходе железок к секреции ионов.

В растущих листьях *L. platyphyllum* через 4.5 ч после индукции секреции хлористого натрия примерно $^1/_3$ железок сохраняла признаки тонкого строения, типичные для железок до индукции. В остальных железках наблюдались существенные ультраструктурные изменения, свидетельствующие об их активизации, очевидно, связанной с переходом их к секреции ионов натрия и хлора. Через 18 ч число изменившихся железок не увеличивалось. Неизмененную структуру части солевых железок при отсутствии повреждений в клетках мезофилла после переноса листа на солевой раствор можно объяснить тем, что для предотвращения губительного влияния засоления достаточно подключения к активному транспорту не всех железок.

Обнаруженное в изменившихся железках смещение вакуолей к поверхности протопласта с образованием контакта их тонопласта с плазмалеммой указывает на их причастность к секреции хлористого натрия.

Участие вакуолей (так называемых микропузырьков или микровакуолей) в секреции минеральных ионов предполагается для солевых железок ряда растений (Thomson, Liu, 1967; Thomson et al., 1969; Lüttge, 1971; Shimony et al., 1973; Васильев, 1977; Drennan, Berjak, 1979). В секреторных клетках солевых железок *Tamarix aphylla*, по мнению W. W. Thomson и L. L. Liu (1967) и W. W. Thomson с соавторами (1969), ионы аккумулируются в многочисленных мелких вакуолях, которые перемещаются к периферии клеток железок и сливаются с плазмалеммой, выводя свое содержимое посредством экзоцитоза. В качестве доказательства такого механизма вывода ионов Thomson с соавторами (1969) приводят картину плотного контакта между плазмалеммой и тонопластом, которая интерпретируется ими как слияние двух мембран, предшествующее экзоцитозу. Для солевых железок *Avicennia marina* (Shimony et al., 1973; Drennan, Berjak, 1979) такие картины не получены, но авторы приписывают аналогичную роль в секреции ионов пузырькам Гольджи, расположенным в толще цитоплазмы, или расширениям ЭР.

Для солевых железок *Limonium* sp. (Hill A., Hill B., 1973b), а также *Frankenia grandifolia* (Campbell, Thomson, 1976a) роль вакуолей в секреции хлористого натрия ставилась под сомнение. Следует, однако, отметить, что в солевых железках *F. grandifolia* эти авторы (Campbell, Thomson, 1976b) методом осаждения ионов хлора ацетатом серебра выявили наибольшую концентрацию осадка в вакуолях секреторных клеток железок при нагрузке их хлористым натрием. Аналогичные результаты были получены для солевых железок *Limonium vulgare* (Ziegler, Lüttge, 1967). В опытах по индукции секреции хлористого натрия, поставленных с листьями *Frankenia grandifolia* (Campbell, Thomson, 1976a), *L. vulgare* (Ziegler, Lüttge, 1966) и *L. platyphyllum* (Васильев, 1977), перемещение мелких вакуолей к поверхности протопласта обнаружено только в некоторых солевых железках последнего вида. Васильев отмечает, что происходят не только перемещение вакуолей, но и выход их содержимого за плазмалемму, однако точных сведений или предположений о том, каким образом может осуществляться вывод вакуолярного содержимого, в этой работе нет. Для *Frankenia grandifolia* (Campbell, Thomson, 1976a) и *L. vulgare* (Ziegler, Lüttge, 1966) сведения по ультраструктуре железок до индукции (у растений, выращенных в почве) получены не были, что не позволило авторам провести сравнение ультраструктуры секретирующих и несекретирующих минеральные ионы железок. Между тем из снимков, представленных в статье H. Ziegler и U. Lüttge (1966), явствует, что все вакуоли во внутренних клетках железок находятся в тесной связи с плазмалеммой. Такая же картина выявляется и на снимках N. Campbell и W. Thomson (1976a), правда, в варианте, который авторы рассматривали как контроль (4 ч после перенесения побегов в дистиллированную воду). По-видимому, авторы использовали побеги растений, которые секретировали минеральные ионы, хотя они сообщают, что соль не была видна на поверхности листьев, используемых до опыта, но наблюдалась секреция ионов у таких листьев после перенесения их в дистиллированную воду. Ясно, что секреция не могла быть вызвана дистиллированной водой, а продолжалась у листьев, помещенных в нее, так как имела место и у растений, произрастающих в почве. Таким образом, и в железках других видов растений имеет место секреция из вакуолей.

Мы считаем, что в солевых железках *L. platyphyllum*, секретирующих хлористый натрий, ионы аккумулируются в вакуолях за счет ионных насосов, расположенных в тонопласте. Выведение ионов из вакуолей осуществляется пассивно, через контакт, образованный тонопластом и плазмалеммой. При этом процессы аккумуляции и вывода ионов во времени не разделены. В контактирующей системе тонопласт—плазмалемма насосы скорее всего расположены в участке тонопласта, свободном от контакта, т. е. ионы активно (против градиента концентрации) секретируются в вакуоль, но пассивно выводятся в апопласт в месте контакта плазмалеммы с тонопластом. В пользу предположения, что из вакуолей ионы выводятся не посредством экзоцитоза, а через проницаемые каналы, образующиеся между контактирующими мембранами, могут служить данные по физиологии межклеточных контактов, широко распространенных в тканях животных. Показано, что контакты такого рода высокопроницаемы для целого ряда веществ; они рассматриваются как системы, усиливающие их диффузию (Беркинблит и др., 1981). Данные по физиологии внутриклеточных контактов более скудны, однако существует предположение, что в клетках растений контакты, образованные разнородными мембранами, проницаемы в одном направлении (Данилова, Гамалей, 1979). Этот тезис применим к рассматриваемой нами контактирующей системе тонопласт—плазмалемма, поскольку аккумуляция ионов в вакуолях приводит к повышению их концентрации, о чем свидетельствуют и данные гистохимии (Ziegler, Lüttge, 1967; Campbell, Thomson, 1976b). Концентрация осадка в клеточных оболочках (за исключением трансфузионных зон железок) намного ниже, чем в вакуолях. Наибольшая же концентрация ионов отмечается в собирательной полости железок. Мы склонны считать, что повышенное содержание ионов в вакуолях осмотически вызывает приток воды, поэтому секретируемый раствор соли с силой выводится через контакт и клеточные оболочки в собирательную полость.

Одним из доказательств в пользу участия вакуолей в секреции одновалентных катионов могут служить результаты, полученные Thomson с соавторами (1969), показавшими, что добавленный в питательный раствор рубидий (одновалентный катион) немедленно секретировался железками *Tamarix aphylla*, а появление электронноплотного осадка в вакуолях секреторных клеток указывало на его аккумуляцию. Участие большого числа мелких вакуолей в секреторном процессе, по-видимому, намного увеличивает, с одной стороны, суммарную площадь тонопласта, на которой локализуются ионные насосы, а с другой — площадь контакта их с плазмалеммой, через который происходит пассивная диффузия ионов.

Таким образом, по нашим данным, гранулокриновый тип секреции ионов (экзоцитоз), предполагаемый в качестве основного механизма вывода ионов из солевых железок (Thomson, 1975), вообще маловероятен. Секреция ионов скорее всего осуществляется по эккриновому типу в вакуоль (активно, при участии переносчиков) и из вакуолей (и из клеток железок) непосредственно в оболочку — пассивно благодаря контакту вакуолей с плазмалеммой.

По данным A. Hill и B. Hill (1973b), в солевых железках *Limonium* sp., секретирующих хлористый натрий, действуют хлоридные электрогенные насосы, осуществляющие активный транспорт ионов хлора; катионы при этом перемещаются пассивно. Вопрос о природе насосов, ответственных за активный перенос карбонатов кальция и магния в солевых железках *Plumbago capensis* (Степанова, 1983), остается открытым. В целом полученные нами данные по *P. capensis* и *Limonium platyphyllum* показывают, что в солевых железках, секретирующих ионы, могут действовать две различные по природе и локализации мембранные транспортные системы, а именно системы, ответственные за активный перенос карбонатов кальция и магния, расположенные в плазмалемме внутренних клеток, чья поверхность увеличена за счет протуберанцев оболочки, и системы, обеспечивающие активный перенос хлористого натрия, локализованные в тонопласте этих клеток. Протуберанцы оболочки внутренних бокаловидных клеток *L. platyphyllum*, по-видимому, непосредственно не связаны с секрецией хлористого натрия. Встает вопрос: возможно ли одновременное функционирование этих двух систем в пределах одной железки? Проведенные нами наблюдения над *P. capensis* и *L. platyphyllum* выявили, что секрецию нерастворимых карбонатов осуществляют железки недавно окончивших рост зрелых листьев, а железки растущих листьев способны секретировать с различной интенсивностью хлористый натрий (при индукции секреции путем погружения черешков срезанных листьев в 3%-й раствор соли). Известно, что в секрете солевых железок могут присутствовать как одновалентные, так и двухвалентные катионы (Schtscherback, 1910; Waisel, 1961; Berry, Thomson, 1967; Berry, 1970). В прекрасной по постановке опытов работе Thomson с соавторами (1969) показано, что в железках *Tamarix aphylla*, в состав секрета которых входят катионы — натрий, магний, кальций и калий (последний преобладает), присутствуют в большом числе микровакуоли (в контакте с плазмалеммой) и протуберанцы оболочки. Последние, однако, довольно слабо развиты, что коррелирует с низким содержанием ионов кальция и магния в составе секрета. Отсюда можно сделать вывод, что сосуществование двух транспортных систем вполне возможно и согласованность в их работе определяет ответную реакцию железок (а следовательно, и химический состав их секрета) на изменения в ионном составе окружающей корни среды. По-видимому, ультраструктура солевых железок в какой-то мере может отражать химический состав выделяемого ими секрета.

При индукции секреции хлористого натрия в солевых железках изученных видов растений отмечается увеличение числа свободных (Shimony, Fahn, 1968; Степанова, 1983) или прикрепленных (Shimony et al., 1973; Campbell, Thomson, 1976а; Васильев, 1977) рибосом. Эти изменения обычно связывают с синтезом в железках мембранных транспортных белков, ответственных за активный транспорт ионов. К сожалению, большинство авторов ограничились лишь глазомерной оценкой материала, при которой судить о степени насыщенности цитоплазмы свободными рибосомами и ЭР трудно. По нашим данным, переход железок *Limonium platyphyllum* к секреции хлористого натрия не сопровождается увеличением парциального объема ретикулума; этот показатель остается довольно стабильным (около 10%) для клеток солевых железок растений с низким и высоким солевым статусом. Однако во внутренних клетках железок отмечено увеличение числа свободных рибосом цитоплазмы, что дает основание считать свободные рибосомы ответственными за синтез мембранных транспортных белков. Во внутренних клетках солевых железок прирост числа свободных рибосом цитоплазмы сопровождается активизацией ядрышка, что выражается в увеличении его размеров за счет гранулярного компонента. Увеличение числа свободных рибосом цитоплазмы во внутренних клетках солевых железок при переходе их к секреции карбонатов отмечено нами и для *Plumbago capensis* (Степанова, 1983).

По данным Campbell и Thomson (1976а), в клетках солевых железок *Frankenia grandifolia* через 4 ч после индукции секреции хлористого натрия происходит увеличение числа ретикулярных цистерн, которые спустя 15 ч распадаются на пузырьки. Это привело авторов к допущению, что пузырьки могут участвовать в переносе компонентов ионного транспорта к плазмалемме. По нашим наблюдениям, в солевых железках *Limonium platyphyllum* через 18 ч после индукции секреции хлористого натрия везикуляция цистерн ретикулума не происходила, поэтому участие гранулярного ЭР солевых железок изученных нами видов растений в синтезе мембранных транспортных белков маловероятно. К тому же в железках *P. capensis* при переходе к секреции карбонатов парциальный объем этого органоида составлял менее 1%, а в железках *L. platyphyllum* при переходе к секреции хлористого натрия не наблюдалось увеличения парциального объема ретикулума или числа прикрепленных рибосом; отмечены лишь изменения в его топографии, очевидно, связанные с перераспределением других органоидов.

Во внутренних клетках солевых железок *L. platyphyllum*, секретирующих хлористый натрий, по сравнению с несекретирующими значительно увеличен парциальный объем митохондрий, которые концентрируются около ядра. Сходная топография митохондрий была отмечена нами и для солевых железок *P. capensis*, секретирующих карбонаты. Концентрация митохондрий около ядра видна и в секреторных клетках солевых железок *Tamarix aphylla* (рис. 2, *в*: Thomson, 1975) и в базальной клетке железки *Spartina foliosa* (рис. 10, *в*: Levering, Thomson, 1971). Непрерывность многих митохондрий, прослеживаемая на серийных срезах железок, секретирующих хлористый натрий, очевидно, связана с присутствием во внутренних клетках митохондриального ретикулума, описанного для клеток с высоким уровнем метаболизма (Гамалей, 1978; Васильев, Муравник, 1979).

В солевых железках *L. platyphyllum*, секретирующих хлористый натрий, нами обнаружена полярность в строении внутренних бокаловидных клеток, выражающаяся в неравномерном распределении вакуолей, расположенных только у стенок, смежных с секреторными и побочными клетками; к тому же и протуберанцы оболочки развиваются только в этих стенках. Полярность строения внутренних бокаловидных клеток описана нами и для солевых железок *Plumbago capensis*, осуществляющих секрецию нерастворимых карбонатов (Степанова, 1983), где она проявлялась в формировании протуберанцев оболочки в стенке, общей с побочными и секреторными клетками. Отмеченные особенности строения внутренних бокаловидных клеток являются показателем того, что ионы не выводятся в стенки между кругами бокаловидных клеток. Мы склонны думать, что обратный ток ионов из железок по апопласту в ткань листа блокируется внутренней кутикулой, а по периплазматическому пространству — плотным контактом между плазмалеммой наружных бокаловидных клеток и кутикулярным валиком. Кроме того, необходимым условием функционирования солевых железок является малоактивный вид наружных и полярность строения внутренних бокаловидных клеток. Ранее предполагалось, что в солевых железках рода *Limonium* (Hill A., Hill B., 1973a; Васильев, 1977) наружные бокаловидные клетки полярны в том смысле, что ионные насосы расположены в плазмалемме этих клеток только со стороны латеральных и наружных стенок. На нашем материале это представление не подтвердилось.

При переходе солевых железок растущих листьев *L. platyphyllum* к секреции хлористого натрия наружные бокаловидные клетки сохраняли облик малоактивных, что говорит о непричастности их к активному транспорту ионов. По-видимому, ионы попадают в гиалоплазму этих клеток путем диффузии, не связанной с затратой энергии. К тому же, как показывают данные гистохимии (Ziegler, Lüttge, 1967; Shimony et al., 1973; Campbell, Thomson, 1976b), в гиалоплазме секреторных клеток железок концентрация ионов очень низка, но ими насыщены оболочки клеток мезофилла и собирательных клеток, особенно в области трансфузионных зон. Последнее обстоятельство может усиливать диффузию ионов из апопласта собирательных клеток в гиалоплазму наружных бокаловидных клеток, в которых концентрация ионов не достигает токсического уровня, так как ионы устремляются в цитоплазму внутренних клеток, где их концентрация еще ниже. Очевидно, что более низкая концентрация ионов во внутренних клетках железок связана с активным выводом их из гиалоплазмы этих клеток.

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю А. Е. Васильеву за ценные советы и замечания при выполнении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Беркинблит М. Б., Божкова В. П., Бойцова Л. Ю., Миттельман Л. А., Потапова Т. В., Чайлахян Л. М., Шаровская Ю. Ю. (1981). Высокопроницаемые контактные мембраны. М., Наука. — Васильев А. Е. (1977). Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., Наука. — Васильев А. Е., Муравник Л. Е. (1979). Электронно-микроскопическое исследование пищеварительных железок насекомоядного растения *Pinguicula vulgaris*. В кн.: XI Всес. конф. по электр. микр. М., Наука. — Гамалей Ю. В. (1978). Новые данные о структуре флоэмы листа. В кн.: Электрон. микроскоп. в ботан. исслед. Тез. докл. IV Всес. симп. Рига, Зинатне. — Данилова М. Ф., Гамалей Ю. В. (1979). Структура мембранных контактов в клетках растений. В кн.: XI Всес. конф. по электр. микр. М., Наука. — Степанова А. А. (1983). Ультраструктура солевых железок листа *Plumbago capensis* (*Plumbaginaceae*). Бот. ж., 68, 6. — Стрелков Р. Б. (1966). Метод вычисления стандартной ошибки и доверительных интервалов средних арифметических с помощью таблицы. Сухуми, Алашара. — Berry W. L. (1970). Characteristics of salt secreted by *Tamarix aphylla*. Amer. J. Bot., 57, 10. — Berry W. L., Thomson W. W. (1967). Composition of salt secreted by salt glands of *Tamarix aphylla*. Can. J. Bot., 45, 9. — Campbell N., Thomson W. W. (1976a). The ultrastructure of *Frankenia* salt glands. Ann. Bot., 40, 168. — Campbell N., Thomson W. W. (1976b). The ultrastructural basis of chloride tolerance in the leaf of *Frankenia*. Ann. Bot., 40, 168. — Drennan F., Berjak P. (1976). Degeneration of foliar glands correlated with the shift to abaxial salt excretion in *Avicennia marina* (Forsk). Vierh. Proc. Electron Micr. Soc. South Afr., 9. — Hill A. E., Hill B. S. (1973a). The electrogenic chloride pump of the *Limonium* salt gland. J. Membrane Biol., 12, 2. — Hill A. E., Hill B. S. (1973b). The *Limonium* salt gland: biophysical and structural study. Int. Rev. Cytol., 35. — Levering C. A., Thomson W. W. (1971). The ultrastructure of the salt gland of *Spartina foliosa*. Planta, 97, 3. — Lüttge U. (1971). Structure and function of plant glands. Ann. Rev. Plant Physiol., 22. — Parkhurst D. F. (1982). Stereological methods for measuring internal leaf variables. Amer. J. Bot., 69, 1. — Schtscherback J. (1910). Salzausscheidung durch die Blätter von *Statice gmelini*. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 28. — Shimony C., Fahn A. (1968). Light- and electronmicroscopical studies on the structure of salt glands of *Tamarix aphylla* L. J. Linn. Soc. Bot., 60, 383. — Shimony C., Fahn A., Reinhold L. (1973). Ultrastructure and ion gradients in the salt glands of *Avicennia marina*. New Phytol., 72, 1. — Thomson W. W. (1975). The structure and function of salt glands. In: Plants and saline environments. Ecol. Stud., 15, Berlin. — Thomson W. W., Berry W. C., Liu L. L. (1969). Localization and secretion of salt by the salt glands of *Tamarix aphylla*. Proc. Nat. Acad. Sci., 63, 1. — Thomson W. W., Liu L. L. (1967). Ultrastructural features of salt glands of *Tamarix aphylla*. Planta, 73, 2. — Waisel Y. (1961). Ecological studies on *Tamarix aphylla* (L.) Karst. III. The salt economy. Plant Soil., 13, 4. — Ziegler H., Lüttge U. (1966). Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. I. Die Feinstruktur. Planta, 70, 2. — Ziegler H., Lüttge U. (1967). Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. II. Die Lokalisierung des Chlorides. Planta, 74, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 31 VIII 1982.

SUMMARY

The ultrastructure of the salt glands in growing leaves is described before secretion and 4.5 and 18 hours thereafter. It is shown that in most glands the following changes in the inner gland cells are accompanied by the transition to active ion transport; 1) all the vacuoles are displaced towards the cell periphery and the contact between their tonoplast and plasmalemma is established; in the inner cup cells the displacement of vacuoles occurs only to the cell wall adjacent to secretory and accessory cells; 2) the partial volume of chondriome is increased and the mitochondrial reticulum is developed; 3) the amount of free cytoplasmic rhibosomes is also increased, and the nucleolus is activated. It is suggested that vacuoles take part in secretion accumulating ions and then passively releasing them into gland apoplast by contact between tonoplast and plasmalemma. It is concluded that synthesis of transport membrane proteins occurs on the cytoplasmic rhibosomes.

УДК 576.3 : 005 : 582.675 (571.6)

В. Н. Стародубцев

ЦИТОТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ РОДА *ANEMONE* (*RANUNCULACEAE*)

V. N. STARODUBTSEV. A CYTOTAXONOMICAL STUDY OF THE FAR-EASTERN SPECIES OF THE GENUS *ANEMONE* (*RANUNCULACEAE*)

Изучены хромосомные числа 12 видов рода *Anemone* с советского Дальнего Востока. Впервые определены хромосомные числа у вновь описанного сахалино-хоккайдского вида *A. juzepczukii* (2n=40), а также у эндемичного дальневосточного вида *A. amurensis* (2n=48), камчатские популяции которого на основании выявленных морфологических особенностей принимаются в ранге подвида ssp. *kamtschatica*. В пределах вида *A. baicalensis* s. l. различаются два подвида: тетраплоидный прибайкальский ssp. *baicalensis* (2n=28) и диплоидный китайский ssp. *rossii* (2n=14), для которого дается новая комбинация. Выявлены наиболее характерные хромосомные числа у *A. debilis* (2n=16), *A. glabrata* (2n=14), *A. dichotoma* (2n=28), *A. raddeana* (2n=32). Впервые приводятся данные по хромосомным числам у *A. reflexa* (2n=16) и *A. sylvestris* (2n=16), произрастающих на советском Дальнем Востоке.

В ходе критической обработки рода *Anemone* L. флоры советского Дальнего Востока (СДВ) мы провели ревизию хромосомных чисел у некоторых представителей рода с территории дальневосточного региона.

Из справочников по хромосомным числам («Index to plant chromosome numbers for 1967—1971; 1972; 1973/74»; «Хромосомные числа цветковых растений», 1969) из 20 видов, отмеченных для СДВ, хромосомные числа определены для 16. К кариологически достаточно изученным видам можно отнести лишь 4 из них, хромосомные числа которых неоднократно определялись в пределах их ареалов. Остальные 12 видов на дальневосточном материале практически не исследовали. У значительного их большинства хромосомные числа определяли только один раз, и найденное число может оказаться случайным отклонением.

Материал и методика

Материал для цитотаксономического анализа мы собирали в природных популяциях на СДВ во время экспедиционных поездок 1979—1980 гг. Подсчет числа хромосом проводили на постоянных давленых препаратах кончиков корней взрослых растений. Большинство препаратов готовили в полевых условиях по специально подобранной методике на временных стационарах.

Предварительно промытые водой кончики корней для накопления метафаз обрабатывали в 0.05% растворе колхицина 2.5 ч и фиксировали в смеси спирт—уксусная кислота (3 : 1) от 3 ч до суток. После фиксации корни промывали в трех сменах 1 N HCl по 1 мин в каждой смене, размягчали в 5 N HCl 30 с и окрашивали 2% пропионовым орсеином от 3 до 5 ч. От излишка краски корни отмывали в 45% уксусной кислоте 10 мин и переносили для дополнительного размягчения в 40% молочную кислоту. Раздавливание кончиков корней проводили в капле того же раствора молочной кислоты. Затем препараты помещали в стаканы со спирт-уксусной смесью (3 : 1) и держали там до тех пор, пока покровные стекла отделятся от предметных. Препараты 1 сутки высушивали на воздухе, проводили через ксилол и заключали в канадский бальзам.

Гербарные образцы переданы на хранение в Гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН).

Морфологию растений изучали на живом материале, взятом из природных популяций и из коллекции Ботанического сада Дальневосточного научного центра (ДВНЦ) АН СССР (Владивосток), а также на материале Гербариев БИН, Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (Владивосток), Института биологических проблем Севера ДВНЦ АН СССР (Магадан) и Сахалинского комплексного научно-исследовательского института ДВНЦ АН СССР (Южно-Сахалинск).

Результаты и обсуждение

Anemone amurensis (Korsh.) Kom. 2n=48. Приморский край: Шкотовский р-н, близ пос. Тигровый, №№ 5701—5705 (число изученных образцов — 12), В. С.[1]; в окр. г. Владивостока, №№ 5710—5713 (10), В. С.; Хасанский р-н, близ пос. Приморский, №№ 5716—5719 (7), В. С.; Чугуевский р-н, бассейн р. Уссури, водораздельное плато рек Соколовки и Березовки, №№ 5722—5726 (11), В. С.; Кавалеровский р-н, близ пос. Поворот, в долине р. Зеркальной, №№ 5729, 5732, 5733 (5), В. Недолужко, В. С.; Лесозаводский р-н, близ пос. Шмаковка, № 5739 (6), В. С.

Вид распространен по отрогам Восточно-Маньчжурских гор и хр. Сихотэ-Алинь, на севере этого хребта выходит по долине р. Амур к южному побережью Охотского моря. Известны также отдельные местонахождения этого вида на п-ове Камчатка.

Впервые обнаруженное нами у *A. amurensis* гексаплоидное число хромосом при x=8 является максимальным среди видов родства *A. nemorosa* L. s. l., в котором H. Lamprecht (1962) за исходную диплоидную форму принимает эндемичный калифорнийский вид *A. grayii* Behr. с 2n=16, производя от него 32-хромосомные виды — североамериканский *A. quinquefolia* L. (Heimburger, 1959; Lamprecht, 1962), японский *A. pseudoaltaica* Hara (Kurita, 1957) и гипотетраплоидный европейский вид *A. nemorosa* s. str. с 2n=30. Однако Lamprecht не учитывает тот факт, что, кроме *A. grayii*, исходной формой среди видов, близкородственных *A. nemorosa*, вполне мог бы быть и предок эндемичного японского вида *A. nikoensis* Maxim. с 2n=16 (Kurita, 1957). После изучения гербарных образцов этого вида, включая типовой материал, мы определили, что *A. nikoensis* по многим признакам сходен с *A. altaica* Fisch. ex C. A. Mey., *A. pseudoaltaica* и *A. amurensis*. Поэтому можно предположить, что среди видов родства *A. nemorosa* s. l. параллельно шло развитие по крайней мере двух полиплоидных рядов — азиатского и североамериканского. При этом не исключено, что возникновение первых полиплоидов в прошлом первоначально могло быть обусловлено гибридизацией между диплоидными азиатской и американской предковыми формами. Появление гексаплоидного числа хромосом 2n=48 у *A. amurensis* можно представить себе как результат гибридизации тетраплоидных, 32-хромосомных предков *A. altaica* и *A. pseudoaltaica*. Стабилизация генома гибридов произошла, вероятнее всего, в результате возвратных скрещиваний гибридов, продуцирующих, как правило, более жизнеспособные нередуцированные гаметы (Wet, Harlan, 1975), с одним из родительских видов: (n=32)×(n=16).

Принимая во внимание особенности распространения *A. amurensis*, можно предположить также, что гибридизация исходных родительских видов происходила еще в плиоцене на северо-востоке Азии. Мало вероятно, чтобы *A. amurensis* — этот лесной эфемероид, ценотически связанный с дальневосточными широколиственными и хвойно-широколиственными лесами, мог проникнуть по Охотскому побережью на Камчатку относительно недавно, в непродолжительный по времени голоценовый оптимум вместе с волной расселения широколиственных пород на север из более южных рефугиумов дальневосточного Приморья и Приамурья. Как свидетельствуют данные палеогеографии (Нейштадт, 1957; Боярская, Чернюк, 1976), в это время, даже в период максимального распространения широколиственных лесов (атлантический период), сплошная северная граница дуба монгольского, вязов, клена мелколистного протягивалась по долине р. Уды, выходя только на южное побережье Охотского моря. Если предположить, что до наступления плейстоценовых похолоданий *A. amurensis* уже был широко распространен на Дальнем Востоке от Северной Кореи на юге до Камчатки на севере, то в этом случае трудно объяснить факт отсутствия этого вида на Сахалине, тесно соединенном с материком Татарским мостом суши в неогене вплоть до начала четвертичного периода (Никольская, 1968), а также на японских островах, несомненно имевших в это же время неоднократную сухопутную связь с материком. Поэтому логичнее предположить, что еще в плиоцене основная область распространения *A. amurensis* располагалась по сравнению с его современным ареалом в более высоких широтах на северо-востоке Азии. Вероятно, она находилась где-то в районе Северной Охотии, откуда этот вид проник на п-ов Камчатка и распространился вдоль побережья Охотского моря, достигнув Нижнего Приамурья, по-видимому, только в начале плейстоцена, когда связь Сахалина с материком была уже нарушена.

---

[1] Наиболее часто повторяющаяся фамилия коллектора — автора этой статьи — сокращена: В. С. (В. Стародубцев).

Считалось, что основное различие между материковыми и камчатскими популяциями *A. amurensis* заключается в диапазоне варьирования листочков околоцветника — от 5 до 9 в материковых популяциях и от (6) 7 до 9 в камчатских. Это послужило основанием В. Л. Комарову (1929) для выделения последних в особую разновидность *A. nemorosa* var. *kamtschatica* Kom.

Как показал анализ гербарного материала, можно выделить более основательный признак, различающий материковые и камчатские растения, — это характер рассеченности тройчатосложных прикорневых листьев. У материковых растений листочки прикорневых листьев всегда одинаково дважды рассечены до основания так, что все три листочка сходны между собой, у камчатских растений дважды рассеченными бывают только средние листочки, тогда как два боковых рассечены до основания трижды и состоят поэтому не из трех, как обычно у материковых растений, а из четырех явно выраженных сегментов. На основании широкого распространения этих признаков, различающих популяции, мы выделяем камчатские популяции в ранге подвида.

A. amurensis ssp. kamtschatica (Kom.) Starodub. comb. nov. — *A. nemorosa* L. var. *kamtschatica* Kom. 1929, Фл. Камч. 2: 129. — *A. nemorosa* ssp. *amurensis* Korsh. 1893, Тр. Петерб. бот. сада, 12, 2 : 292, p. p.; Hultén, 1928, Fl. Kamtch. 2 : 114.

A. debilis Fisch. ex Turcz. 2n=16. Хабаровский край, Николаевский р-н, в окр. г. Николаевска-на-Амуре, № 5524 (2), В. С. — Сахалинская обл., о. Сахалин: в окр. г. Южно-Сахалинска, по р. Еланьке, №№ 5503—5506 (11), В. Недолужко, В. С.; Смирныховский р-н, Западно-Сахалинский хр., в верховьях р. Пильво, №№ 5510—5514 (4), В. С.; Тымовский р-н, близ пос. Кировское, №№ 5515, 5516 (4), В. Недолужко, В. С.; в окр. г. Александровска, №№ 5519—5521 (8), В. С.; Ногликский р-н, у хр. Даги, по р. Ныш, в ее верховьях, №№ 5522, 5523 (4), В. Недолужко, В. С. — Камчатская обл.: в окр. г. Елизово, № 5527 (3), В. С.; Елизовский р-н, близ пос. Коряки, № 5528 (4), В. С. — Магаданская обл., в окр. г. Магадана, близ пос. Снежная Долина, № 5530 (2), В. С.

Ареал вида вытянут узкой полосой вдоль тихоокеанского побережья Азии от северной Японии на юге через Сахалин и Курильскую гряду до Камчатки на севере, с немногими местонахождениями на Охотском побережье.

A. debilis традиционно относится разными авторами к родству *A. caerulea* DC. s. l., в котором минимальное диплоидное хромосомное число 2n=16 имеет южносибирский вид *A. jenisseensis* (Korsh.) Kryl. Последний, по мнению В. С. Чупова (1974), послужил исходной формой для 32-хромосомных тетраплоидных видов — европейского *A. ranunculoides* L. s. str., уральского *A. uralensis* Fisch. ex DC. и сибирского *A. caerulea* s. str.

Наше исследование, охватившее почти весь ареал вида, а также данные А. П. Соколовской (1960) и М. Kurita (1961) показывают, что *A. debilis*, как и *A. jenisseensis*, является диплоидом с 2n=16, и это, вероятнее всего, свидетельствует об относительно независимом развитии обоих 16-хромосомных видов. Изучение материалов гербариев дает основание полагать, что по совокупности признаков *A. debilis* принадлежит не к сибирской, а к восточно-азиатской линии развития предковой формы, общей с *A. jenisseensis*. К этой же линии развития принадлежит также горный японский вид *A. yezoensis* (Miyabe ex Makino) Koidz. и восточно-гималайский вид *A. griffithii* Hook. fil. et Thomps., к сожалению цитотаксономически не изученные.

A. raddeana Regel. 2n=32. Приморский край: Надеждинский р-н, близ ж.-д. ст. Барановский, №№ 6006—6008 (10), В. С.; Хасанский р-н, близ пос. Приморский, среднее течение р. Кедровой, №№ 6011, 6013, 6016, 6017 (11), В. С. — Амурская обл., Архаринский р-н, в 5 км к западу от пос. Кундур, надпойменная терраса р. Мутной, №№ 6029—6034 (7), В. Недолужко, В. С. — Сахалинская обл., о. Сахалин, Тымовский р-н, близ пос. Тымовское, №№ 6024, 6027 (4), В. С.

На СДВ вид распространен по южным отрогам Буреинских гор у р. Амур (locus classicus), на юге Приморского края, а также на юге Сахалина.

Впервые изученные нами образцы типовой разновидности *A. raddeana* var. *raddeana* с крупнозубчатыми сегментами листьев обвертки по хромосомному числу 2n=32 оказались кариологически тождественными японской разновидности *A. raddeana* var. *integra* Huth, имеющей цельнокрайные сегменты листьев обвертки (Kurita, 1957).

Особое внимание обращают на себя собранные нами в предгорье Сусунайского хребта, наиболее древнем горном образовании на юге Сахалина, пентаплоидные экземпляры с 2n=40, которые значительно отличаются от типичной *A. raddeana* более широкими, обратнояйцевидными, рассеченными сегментами листьев обвертки и почти полным отсутствием опушения, обнаруживая тем самым черты сходства с эндемичным японским видом *A. pseudoaltaica*. Сходные с пентаплоидными растения мы обнаружили в сборах с о. Хоккайдо К. И. Максимовича, который отнес их к *A. raddeana*, но при этом отметил, что они не во всем типичны для *A. raddeana* (Maximowicz, 1877). Промежуточный характер признаков 40-хромосомной формы, а также ее пентаплоидность (при x=8), вероятнее всего, свидетельствуют о ее гибридном происхождении. Можно предположить, что на юге Сахалина перекрытие ареалов исходных родительских видов *A. raddeana* и *A. pseudoaltaica* было еще в плейстоцене, когда под воздействием очередного похолодания горный лесной вид *A. pseudoaltaica* вынужден был, вероятно, не один раз спускаться в низкогорья, гибридизируя с *A. raddeana*, и в результате оказался полностью «поглощенным» на Сахалине этим последним видом. В пользу этого предположения свидетельствуют также данные географического распространения *A. pseudoaltaica*, сохранившегося в Японии в рефугиуме на п-ове Ошира (юго-западная оконечность о. Хоккайдо) — самой северной точке, где еще встречаются теплолюбивые вечнозеленые элементы японской флоры, и в центральной части о. Хонсю.

Принимая во внимание данные Kurita (1966), обнаружившего у *A. pseudoaltaica* две кариологические формы с 2n=32 и 48, можно предположить, что гибридогенная 40-хромосомная раса произошла от прямого скрещивания *A. raddeana* с 48-хромосомной формой *A. pseudoaltaica* и сохранилась в дальнейшем благодаря своей кариологической обособленности от обоих исходных родительских видов.

Мы выделяем обнаруженную нами 40-хромосомную форму в самостоятельный сахалино-хоккайдский вид, описание которого приводим ниже.

Anemone juzepczukii Starodub. sp. nov. — Tota planta subglabra. Rhizoma repens, moniliforme, tuberoso-incrassatum, fuscum. Folia radicalia solitaria, longe petiolata, ternata, foliolis longe petiolulatis trisectis. Folia involucrantia petiolata, trisecta, segmentis ambitu obovatis, superne acutiusculis et serratis, intermedio basi cuneato, integerrimo, superne tripartito vel trilobato, lateralibus basi obliquis, superne plerumque tripartitis. Perianthii phylla in numero 8—14, oblonga vel lineari-oblonga, 15—20 mm longa, 3—8 mm lata, alba, glabra. Ovaria ellipsoidea, albo-pilosa, styli glabri, recti.

Typus: Oriens Extremus, insula Sachalin, promontorium meridionale jugi Susunaj, vicinitas opp. Juzhno-Sachalinsk, prope pag. Kanuma, in silva riparia, 7 V 1949, N. Popov (LE, cum isotypo).

Affinitas. Haec species inter *A. raddeanam* Regel et *A. pseudoaltaicam* Hara intermedia est. Ab *A. raddeana* segmentis foliorum involucralium obovatis (non oblongo-ellipticis) et incisis (non integris) differt; ab *A. pseudoaltaica* rhizomate moniliformi (non cylindrico), segmentis foliorum involucralium minus dissectis et petiolis exalatis differt.

Area geographica. Insulae Sachalin et Hokkaido.

Все растение почти голое. Корневище ползучее, четковидное, с клубневидными утолщениями, бурое. Прикорневые листья одиночные, длинночерешковые, тройчатосложные, с листочками на длинных черешочках, трехрассеченными. Листья обвертки на черешках, трехрассеченные, с сегментами в очертании обратнояйцевидными, в верхней части приостренными и зубчатыми, со средним — в основании клиновидным, цельнокрайным, в верхней части трехраздельным или трехлопастным, боковыми — в основании косыми, в верхней части преимущественно трехраздельными. Листочки околоцветника в числе 8—14, продолговатые или линейно-продолговатые, 15—20 мм дл., 3—8 мм шир., белые, голые. Завязи эллипсоидальные, беловолосистые, столбики голые, прямые.

Тип: Дальний Восток, о. Сахалин, южное предгорье Сусунайского хребта, окр. г. Южно-Сахалинска, у с. Канума, в приречном лесу, 7 V 1949, Н. Попов (LE, с изотипом).

Родство. Этот вид является как бы промежуточным между *A. raddeana* Regel и *A. pseudoaltaica* Hara. От *A. raddeana* он отличается обратнояйцевидными (а не продолговато-эллиптическими) и рассеченными (а не цельными) сегментами листьев обвертки, от *A. pseudoaltaica* — четковидным (а не цилиндрическим) корневищем и менее рассеченными сегментами листьев обвертки с бескрылыми черешками.

Географическое распространение. Острова Сахалин и Хоккайдо.

Предпочитает поймы и надпойменные террасы речных долин в местах с более богатыми почвами; селится также на рыхлых, достаточно увлажненных береговых склонах в долинах ручьев.

2n=40. Сахалинская обл., о. Сахалин, в окр. г. Южно-Сахалинска, по р. Еланьке, №№ 6018—6020 (7), В. Недолужко, В. С.

A. udensis Trautv. et C. A. Mey. 2n=48. Приморский край: Кавалеровский р-н, близ пос. Поворот, по р. Зеркальной, №№ 6101—6105 (12), В. С.; в окр. г. Владивостока, по р. Седанке, №№ 6106—6110 (5), В. С.; Тернейский р-н, геологическая база на р. Сабу, № 102 (3), О. Лихачева. — Хабаровский край: Хабаровский с.-х. р-н, близ с. Бычиха, № 6112 (3), В. С.; Комсомольский р-н, близ пос. Пивань, №№ 6113, 6115—6117 (10), В. С.

Эндемичный дальневосточный вид, распространенный главным образом по отрогам Восточно-Маньчжурских гор и хр. Сихотэ-Алинь; севернее хребта его немногие популяции достигают по долине р. Амур южного побережья Охотского моря, где встречаются вплоть до устья р. Уды (locus classicus). Кроме того, по материалам Гербария Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР мы обнаружили ранее не известное единственное местонахождение *A. udensis* на Камчатке: «Камчатка, р. Первая Николка, правый берег, в верховье, 5 VII 1971, Ю. Манько». По устному сообщению коллектора р. Первая Николка — это небольшая речка, берущая начало на Никольском плато — потухшем вулкане, расположенном в центральной части полуострова на правобережье р. Камчатки. Обнаруженная здесь популяция создавала аспект в осиннике с участием лиственницы и ели.

После находки *A. udensis* на Камчатке ареал этого вида приобрел почти полное сходство с описанным нами выше ареалом *A. amurensis*, причем та же дизъюнкция ареала *A. udensis* в Охотии, а также отсутствие этого вида на Сахалине и в Японии делают столь же вероятным предположение о первично североохотском центре его происхождения и позднеплиоценовом проникновении на Камчатку.

Все изученные нами образцы *A. udensis* оказались гексаплоидами с 2n=48. Соколовская (1966) приводит для *A. udensis* 2n=46—48, что, вероятно, можно объяснить трудностью подсчета довольно многочисленных и относительно крупных хромосом на микротомных препаратах.

A. reflexa Steph. 2n=16. Приморский край: Шкотовский р-н, близ пос. Тигровый, №№ 6201—6203 (14), В. С.; Хасанский р-н, близ пос. Приморский, среднее течение р. Кедровой, №№ 6206, 6207 (4), В. С.; Чугуевский р-н, водораздельное плато рек Соколовки и Березовки, №№ 6220—6222 (7), В. С.

Ареал вида дизъюнктивный. Основная область распространения вида сосредоточена в Южной Сибири, откуда из Прибайкалья он проникает в соседние, частично облесенные северо-восточные районы МНР. Далее на восток к тихоокеанскому побережью он отсутствует на всем протяжении Северо-Восточного Китая, появляясь вновь только на юге Приморья, а также в горных районах на севере п-ова Корея.

Впервые определенное нами на дальневосточном участке ареала хромосомное число 2n=16 совпадает с данными Р. Е. Крогулевич (1978) по Южному Прибайкалью.

A. baikalensis Turcz. ex Ledeb. 2n=14. Приморский край: в окр. г. Владивостока, по р. Седанке, №№ 6601, 6702, 6703 (8), В. С.; Хасанский р-н, близ пос. Приморский, среднее течение р. Кедровой, № 6602 (6), В. С. — Хабаровский край, Облучинский р-н, в верховьях р. Хинган, №№ 6723, 6725 (5), В. Недолужко, В. С.

2n=21. Приморский край, в окр. г. Владивостока, по р. Седанке, № 6604 (4), В. С.

На территории СССР этот вид распространен на юге Сибири (Восточный Саян, Южное Прибайкалье) и на юге СДВ (Буреинский хребет у р. Амур, юг Приморья). Приморские растения Д. И. Литвинов (1908) считал особой разновидностью — *A. baikalensis* var. *litoralis* Litv., полагая, что в отличие от типичных прибайкальских они более низкорослые. С. В. Юзепчук (1937) во «Флоре СССР» принял var. *litoralis* в качестве самостоятельного вида *A. litoralis* (Litv.) Juz. с областью распространения, ограниченной югом Приморья и соседними с ним прибрежными районами п-ова Корея. Однако, как выяснилось при анализе материала в Гербарии БИНа, растения, ничем существенным не отличающиеся от приморских, неоднократно собирали в Центральном и Северо-Восточном Китае, а также на севере п-ова Корея, откуда они были описаны ранее S. Moore под названием *A. rossii* S. Moore.

Мы различаем в пределах *A. baikalensis* s. l. два подвида: тетраплоидный южносибирский ssp. *baikalensis* с 2n=28 (Ростовцева, Рубцова, 1972) и диплоидный преимущественно китайский ssp. *rossii* (S. Moore) Starodub.

Некоторое исключение составляют обнаруженные близ Владивостока тетраплоидные экземпляры второго подвида с 2n=21, лишенные генеративных побегов и представляющие, вероятнее всего, клоновую форму, полностью перешедшую на вегетативное размножение.

A. baikalensis ssp. rossii (S. Moore) Starodub. comb. nov. — *A. rossii* S. Moore, 1879, Journ. Linn. Soc. London (Bot.), 17 : 379, tab. 13, fig. 1, 2; Палиб. 1899, Тр. Петерб. бот. сада, 17, 1 : 16; Kitag. 1939, Rep. Inst. Sci. Res. Manch. 3, App. 1 : 213. — *A. baikalensis* var. *litoralis* Litv. 1908, Список раст. Герб. русск. фл. 6 : 117. — *A. litoralis* (Litv.) Juz. 1937, Фл. СССР, 7 : 254.

A. glabrata (Maxim.) Juz. 2n=14. Приморский край: Кавалеровский р-н, близ пос. Поворот, по р. Зеркальной, №№ 6704—6707 (15), В. С.; Тернейский р-н, пос. Усть-Соболевка, № 178 (3), О. Лихачева. — Хабаровский край: Хабаровский с.-х. р-н, близ с. Бычиха, №№ 6709—6711 (5), В. С.; Облучинский р-н, в верховьях р. Хинган, №№ 6721, 6722, 6724 (8), В. Недолужко, В. С. — Амурская обл., Архаринский р-н, в 5 км к западу от пос. Кундур, старица р. Мутной, №№ 6717—6720 (4), В. Недолужко, В. С.

Приморский вид, близкородственный *A. baikalensis* и замещающий его на Сихотэ-Алине и в Среднем Приамурье. Особенно близок к *A. baikalensis* ssp. *rossii*, но на большей части своего ареала устойчиво отличается от него постоянным отсутствием опушения на завязях и плодиках. В зоне контакта *A. glabrata* и *A. baikalensis* ssp. *rossii* в Восточно-Маньчжурских горах и в южных отрогах Буреинских гор они нередко произрастают совместно в одних и тех же местообитаниях, давая ряд переходных по степени опушенности форм, вероятно, гибридного происхождения.

Как показала серия наших определений, охвативших почти весь ареал *A. glabrata*, хромосомное число этого вида (2n) равно 14. Число 2n=20, приводимое для *A. glabrata* Соколовской (1966) без точного указания на происхождение исследовавшегося материала, вероятно, относится к упоминавшейся выше клоновой форме *A. baikalensis* ssp. *rossii* с числом 2n=21.

A. flaccida Fr. Schmidt, 2n=14. Сахалинская обл., о. Сахалин: в окр. г. Южно-Сахалинска, №№ 6501—6509 (8), В. С.; Смирныховский р-н, Западно-Сахалинский хр., в верховьях р. Пильво, №№ 6510—6514 (5), В. С.

2n=21. Сахалинская обл., о. Сахалин, Смирныховский р-н, Западно-Сахалинский хр., в верховьях р. Пильво, № 6516 (3), В. С.

Довольно редкий во флоре СССР японо-китайский вид, распространенный на СДВ на о. Кунашир и на о. Сахалин, в центральной части которого проходит северная граница его распространения. Хромосомное число 2n=14 неоднократно определялось у этого вида в Японии. То же самое число 2n=14 было обнаружено на Сахалине Соколовской (1960) и подтвердилось также нашими определениями. Исключение составляют найденные нами на Западно-Сахалинском хребте, в верховьях р. Пильво, близ северной границы распространения этого вида, 21-хромосомные триплоидные экземпляры, которые по сравнению с обычными 14-хромосомными, произраставшими здесь же по соседству, выглядят угнетенными, с мелкими, но вполне нормального вида цветками. Судя по просмотренным под микроскопом образцам пыльцы почти со сплошь деформированными пыльцевыми зернами, эти триплоидные экземпляры, вероятнее всего, стерильны и размножаются только вегетативно.

A. richardsonii Hook. 2n=14. Камчатская обл.: Пенжинский р-н, устье р. Пенжины, близ пос. Манилы, №№ 6916, 6917 (6), В. С.; Пенжинский р-н, бассейн р. Таловки, около 70 км от устья ее левого притока р. Айнын, №№ 6918—6920 (8), В. С.; Олюторский р-н, близ пос. Тиличики, №№ 6921—6923 (4), В. С. — Магаданская обл., в окр. г. Магадана, пос. Снежная Долина, №№ 6924—6926 (6), В. С.

В. В. Петровский (1971), подробно изучавший распространение этого гипоарктического вида, отнес его ареал к восточносибирско-американскому. В пределах дальневосточного региона вид довольно обычен в Магаданской обл. и в районах, расположенных при основании п-ова Камчатка. В пределах всего ареала этот вид остается достаточно строго выдержанным по своим признакам. Морфологическому однообразию вида соответствует его кариологическая стабильность, выявленная на уровне хромосомных чисел. Последние определения на материале из Северной Америки (Bormann, Beatty, 1955; Bocher, 1959; Heimburger, 1959) и с севера Камчатской обл. (Соколовская, 1968), а также выявленные нами везде были одинаковыми: 2n=14.

A. sylvestris L. 2n=16. Амурская обл.: Благовещенский р-н, терраса р. Зеи, близ с. Волково, №№ 8001, 8005, 8007 (4), В. Недолужко, В. С.; Благовещенский р-н, правый берег р. Зеи, близ пос. Натальино, №№ 8009, 8013, 8017 (7), В. С.; Архаринский р-н, близ пос. Кундур, №№ 8019—8025 (15), В. С.

Широко распространенный евроазиатский вид, до сих пор собранный на СДВ только в нескольких пунктах в пределах Зейско-Буреинской равнины по долине р. Амур. Хромосомное число 2n=16, впервые определенное нами на дальневосточном участке ареала этого вида, совпадает с многочисленными определениями, выполненными на материале из европейских (Gajewsky, 1946; Trela, 1958; Baumberger, 1970), уральских и сибирских популяций (Чупов, 1974).

На северо-востоке Азии этот вид замещается близкой формой, первоначально обнародованной без диагноза Ф. Б. Фишером (Fischer, 1812) под названием *A. ochotensis*, а позднее описанной монографом рода *Anemone* G. Pritzel (1841) в качестве разновидности *A. sylvestris* var. *ochotensis* Fisch. ex G. Pritz. В дальнейшем самостоятельность этого таксона отрицали большинство авторов, видевших в нем обычную форму изменчивости *A. sylvestris*, приспособленную к неблагоприятным условиям севера. Однако Юзепчук во «Флоре СССР», следуя первоначальной точке зрения Фишера, рассматривал его в качестве самостоятельного вида *A. ochotensis* (Fisch. ex G. Pritz.) Juz. В некотором смысле компромиссное решение предложил недавно Петровский (1971), принявший *A. ochotensis* за подвид *A. sylvestris*.

Мы считаем, что при анализе этой сибирской формы до сих пор не принимался во внимание тот немаловажный факт, что совокупность признаков, по которым иногда удается более или менее надежно отграничить ее от *A. sylvestris* — долгоживущее почти ползучее корневище, многочисленность (обычно больше трех) более мелких прикорневых листьев, часто более жесткий стебель, мелкоцветковость и относительная низкорослость, — целиком присуща довольно обычному на Чукотском п-ове американскому гипоаркто-альпийскому виду *A. parviflora* Michx. и, следовательно, могла быть обусловлена обменом генами при гибридизации *A. parviflora* и *A. sylvestris*. Такой обмен вполне мог осуществляться в межледниковые отрезки четвертичного периода во время развития на северо-востоке Азии перегляциальных ландшафтов, когда *A. sylvestris* с комплексом других степных элементов особенно далеко распространялся на север. Реликтовые остатки степных ассоциаций хорошо известны по известняковым обнажениям сибирских рек (Ал. и Ан. Федоровы, 1929) и в целом особенно характерны для Якутии (Юрцев, 1962). Из гербарных материалов видно, что на юге Якутии, в долинах рек Алдан, Вилюй и Лена, наблюдается наиболее полный, непрерывный ряд переходов от *A. sylvestris* к растениям с отмеченной выше совокупностью признаков *A. parviflora*, которые чаще всего и относили к *A. ochotensis*. По мере приближения к арктическим районам последние растения начинают заметно преобладать. Однако переходных форм с промежуточными признаками, более близкими к *A. parviflora*, в Арктике нет. Можно лишь предполагать, что в прошлом с возрастанием аридности климата отбор благоприятствовал гибридам с преобладанием черт ксерофильного вида *A. sylvestris*, а не уклоняющихся к *A. parviflora*, который предпочитает хорошо увлажненные подножья склонов, узкие долины ручьев, участки нивальной луговой растительности близ снежников. Интересно отметить также, что чукотские популяции *A. parviflora*, а также прибрежные популяции этого вида на Аляске, выделенные E. Ulbrich (1906) в качестве особой разновидности *A. parviflora* var. *grandiflora* Ulbr., отличаются от типовой североамериканской разновидности — var. *parviflora* — своей крупноцветковостью. Не исключено, что крупноцветковость этих популяций также может быть результатом предполагаемой гибридизации *A. sylvestris*×*A. parviflora*.

Таким образом, мы считаем, что *A. ochotensis* является относительно молодым, но вполне самостоятельным гибридогенным видом.

A. dichotoma L. 2n=28. Приморский край, Октябрьский р-н, близ пос. Чернятино, №№ 8348, 8350 (2), В. С. — Хабаровский край, Николаевский р-н, в окр. г. Николаевска-на-Амуре, близ пос. Красное, № 8341 (2), В. С. — Амурская обл.: Буреинский р-н, близ пос. Новобурейск, № 8347 (2), В. Недолужко, В. С.; в окр. г. Благовещенска, № 8343 (5), В. Недолужко, В. С.; Благовещенский р-н, правый берег р. Зеи, близ пос. Натальино, № 8344 (2), В. Недолужко, В. С.; Тамбовский р-н, близ с. Тамбовка, №№ 8345, 8346 (3), В. Недолужко, В. С. — Сахалинская обл., о. Сахалин: Смирныховский р-н, близ с. Победино, №№ 8303, 8307, 8315, 8316 (5), В. С.; Тымовский р-н, на берегу р. Тымь, близ пос. Тымовский, №№ 8323, 8325, 8333 (6), В. С.; в окр. г. Александровска, №№ 8334, 8337 (2), В. С.; Ногликский р-н, близ пос. Ныш, №№ 8339, 8340 (2), В. С. — Камчатская обл., Усть-Большерецкий р-н, близ с. Апача, № 8352 (2), В. С.

Бореальный вид, широко распространенный на СДВ за исключением северных районов Магаданской и Камчатской областей. Достаточно обычен на юге Сибири, достигая на западе Урала. Известен также в Северо-Восточном Китае, МНР и в Японии на о. Хоккайдо.

Дальневосточные популяции этого вида морфологически остаются довольно выдержанными, ничем существенно не отличаясь от сибирских и китайских популяций.

Изученные нами 39 образцов из 11 популяций *A. dichotoma* оказались 28-хромосомными тетраплоидами с основным хромосомным числом x=7, что подтверждает более раннее единичное определение Kurita (1957), выполненное на японском материале. Соколовская (1960) приводит для этого же вида 2n=32, но без точного указания на происхождение исследовавшегося материала, а H. Baumberger (1970), изучавший его на образцах из ботанических садов, обнаружил у него 2n=16. Близкородственный североамериканский вид

A. canadensis L. имеет 2n=14 (Heimburger, 1959) и является, вероятнее всего, исходной формой для *A. dichotoma* с 2n=28. Можно лишь предположить, что приводимые для *A. dichotoma* числа 2n=16 и 2n=32, видимо, основаны на неверном определении видовой принадлежности исходного материала.

ЛИТЕРАТУРА

Боярская Т. Д., Чернюк А. В. (1976). Развитие растительности Нижнего Приамурья в голоцене по палинологическим данным. В кн.: История биогеоценозов СССР в голоцене. М., Наука. — Комаров В. Л. (1929). Род Ветреница — *Anemone* L. В кн.: Флора полуострова Камчатка, 2. Л., Изд. АН СССР. — Крогулевич Р. Е. (1978). Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна. В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, Наука. — Литвинов Д. И. (1908). *Anemone baikalensis* var. *litoralis* Litv. Список раст. Герб. русск. фл., 6. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М., Изд. АН СССР. — Никольская В. В. (1968). Палеогеография геоморфологического этапа и современные рельефообразующие процессы. В кн.: Южная часть Дальнего Востока. М., Наука. — Петровский В. В. (1971). Род Ветреница — *Anemone L.* В кн.: Арктическая флора СССР. Л., Наука. — Ростовцева Т. С., Рубцова В. В. (1972). Кариологическое изучение некоторых сибирских видов рода *Anemone L.* Цитол. генет., 6, 2. — Соколовская А. П. (1960). Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры о. Сахалина). Вест. ЛГУ, сер. биол., 21, 4. — Соколовская А. П. (1966). Географическое распространение полиплоидных видов растений (исследование флоры Приморского края). Вест. ЛГУ, сер. биол., 3, 1. — Соколовская А. П. (1968). Кариологическое исследование флоры Коряцкой земли. Бот. ж., 53, 1. — Федоров Ал. А., Федоров Ан. А. (1929). К вопросу о реликтовом характере аркто-альпийских и степных растений пинежской флоры. Тр. Ленингр. общ. естеств., 59, 3. — Хромосомные числа цветковых растений. (1969). Л., Наука. — Чупов В. С. (1974). Материалы к географии чисел хромосом в родах *Anemone L.*, *Pulsatilla* Mill., *Hepatica* Mill. Бот. ж. 59, 3. — Юзепчук В. С. (1937). Род Ветреница — *Anemone* L. В кн.: Флора СССР, 7. М.; Л., Изд. АН СССР. — Юрцев Б. А. (1962). О флористических связях между степями Сибири и прериями Северной Америки. Бот. ж., 47, 3. — Baumberger H. (1970). Chromosomenzahlbestimmungen und karyotypanalysen bei den Gattungen *Anemone*, *Hepatica* und *Pulsatilla*. Ber. Schweiz. Ges., 80. — Böcher T. W. (1959). The chromosomes of *Anemone richardsonii* Hook. Bot. Not. (Lund), 112, 3. — Bormann F. H., Beatty A. V. (1955). Chromosome studies of plants from the arctic slope of Alaska. I. *Ranunculaceae*. Bul. Torrey Bot. Club, 82, 2. — Fischer F. E. L. (1812). Catalogue du jardin des plantes de son excellence monsieur le comte Alexis de Razoumoffsky à Gorenki. Moscou. — Gajewsky W. (1946). Cytogenetic investigations on *Anemone* L. Acta Soc. Bot. Polon., 17, 2. — Heimburger M. (1959). Cytotaxonomic studies in the genus *Anemone*. Canad. J. Bot., 37, 4. — Index to plant chromosome numbers for 1967—1971; 1972; 1973/74. — Index to plant chromosome numbers for 1975—1978. Missouri Botanical Garden, Michigan. — Kurita M. (1957). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. I. Karyotypes of the subtribe *Anemoninae*. Rep. Biol. Inst. Ehime Univ., 1. — Kurita M. (1961). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XVIII. Karyotypes of several species. Mem. Ehime Univ., 4, 2. — Kurita M. (1966). Chromosome studies in *Ranunculaceae*. XXIV. Mem. Ehime Univ., 5, 3. — Lamprecht H. von. (1962). Cyto-systematische Untersuchungen an *Anemone nemorosa* L. und *Anemone ranunculoides* L. Beitr. Biol. Pfl. 37, 1. — Maximowicz C. J. (1877). Diagnoses plantarum Japoniae et Mandchuriae. Decas vigisima. Bul. Acad. Sci Pétersb., 22. — Pritzel G. A. (1841). Anemonarum revisio. Linnaea, 15. — Trela Z. (1958). Cytological studies in species of the genus *Anemone* L. occurring in Poland. Acta Biol. Cracov., 1, 3. — Ulbrich E. (1906). Über die systematische Gliederung und geographische Verbreitung der Gattung *Anemone* L. Bot. Jahrb. 37, 3. — Wet J. M. J. de, Harlan J. R. (1975). The origins of polyploidy. Bot. Rev., 41, 4.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 XII 1982.

SUMMARY

Chromosome numbers in 12 *Anemone* species of 60 populations from the Soviet Far East have been studied. For the first time chromosome numbers in the Sakhalin-Hokkaido species *A. juzepczukii*, that was also described, have been determined (2n=40); as well as in the endemic Far-Eastern species *A. amurensis* (2n=48), the populations of which from Kamchatka on the basis of the determined morphological peculiarities are considered in the rank of the subspecies ssp. *kamtschatica*. Within the species *A. baicalensis* s. l. we distinguish two subspecies: tetraploid ssp. *baicalensis* from Pribaikalye (2n=28) and diploid Chinese ssp. *rossii* (2n=14), which is supplied with a new combination. The most characteristic chromosome numbers are found for *A. debilis* (2n=16), *A. glabrata* (2n=14), *A. dichotoma* (2n=28), *A. raddeana* (2n=32). The evidence obtained on the basis of new data according to chromosome numbers in *A. reflexa* (2n=16) and *A. sylvestris* (2n=16) is listed for the first time.

УДК 581.9 : 582.738

Ю. И. Самойлов

СТРУКТУРА ФИТОГЕННОГО ПОЛЯ НА ПРИМЕРЕ ОДИНОЧНЫХ ДУБОВ *QUERCUS ROBUR* (*FAGACEAE*)

YU. I. SAMOILOV. THE STRUCTURE OF THE PHYTOGENEOUS FIELD AS EXEMPLIFIED BY THE SINGLE OAK-TREES *QUERCUS ROBUR* (*FAGACEAE*)

Изучены закономерности трансформации луговых сообществ в фитогенном поле одиночных дубов. С помощью коэффициента отличия И. Б. Погожева показано, что характер травостоя скачкообразно изменяется на границе внутренней и внешней частей фитогенного поля дерева, а радиус внешней части поля на 3—5 м превышает радиус кроны. Показатели разнообразия луговых сообществ (индекс Макинтоша, конденсированность, видовое богатство) тесно скоррелированы с расстоянием от дерева и обнаруживают наиболее резкие изменения в пристволовой области. Полученные результаты сопоставлены с литературными данными. Анализ растительности, микроклиматических и почвенных факторов позволяет связать пограничный скачок в строении травостоя с режимом увлажнения и перестройкой межвидовых взаимодействий.

Повышение внимания к функциональной структуре растительного покрова объясняет интерес к изучению фитогенных полей как основы индивидуальных и коллективных взаимодействий растений в ценозах. При этом наиболее важны не характеристика изменений среды вокруг растения (т. е. в его фитогенном поле), а выявление и характеристика того кумулятивного эффекта, который эти изменения оказывают на соседние растения. Иными словами, нас в первую очередь интересует фитогенное поле как область пространства, в пределах которой обнаруживается влияние растения на соседей. И хотя механизм этого влияния не всегда ясен, сам факт не вызывает сомнений. Изменение экотопа видами-эдификаторами приводит к образованию мозаичности, размеры элементов которой ограничены протяженностью фитогенных полей отдельных особей эдификатора (размером его ценоячейки по В. С. Ипатову, 1971). Есть данные о фитогенной микромозаичности, инициированной отдельными дерновинами щучки (Жукова, 1967; Жукова, Богданова, 1977; Галанин и др., 1976, 1979), ковыля перистого и овсяницы Беккера (Уранов, Михайлова, 1974; Михайлова, 1975, 1977), овсяницы овечьей (Самойлов, 1980), особями бодяка полевого (Галанин, 1980).

Эти и другие работы, выполненные в травянистых ценозах, показывают, что поле влияния вида-эдификатора на автотрофные растения ограничено сантиметрами. Напряженность поля, т. е. степень воздействия эдификатора на соседей, оказывается невысокой даже в центре, а ее градиент (мера изменения напряженности вдоль радиусов поля) — значительным, из-за этого определение данных параметров фитогенного поля и характера его границ методически сложно и требует детальных исследований на массовом материале (точечный учет, подсчеты числа побегов, определение их массы, анализ изменений морфологии подчиненных видов, структуры их популяций, ассоциированности).

Правда, следует подчеркнуть, что в фитогенном поле изменяются не только автотрофная растительность, но и распределение сапротрофов, включая почвенные микроорганизмы и беспозвоночных, насекомых-фитофагов, совместно с растением-инициатором изменяющих косную среду. Многочисленные публикации свидетельствуют о концентрировании вокруг эдификаторных видов растений и в их ризосфере микроорганизмов, ногохвосток, клещей, насекомых, а также продуктов их жизнедеятельности (Стебаева, 1973; Мордкович, 1973; Берман, Шамолин, 1975; Терешкова, Смелова, 1977, и др.). Это означает, что фитогенное поле — понятие не только фитоценологическое, но и экологическое в широком смысле (биогеоценологическое). Интересно заметить: вопросы строения фитогенной мозаики животного населения более проработаны, нежели вопросы распределения растений в фитогенном поле. Несомненно, комплексные исследования фитогенных полей как узлов пространственно-функциональной микроструктуры экосистемы (Стебаев, 1979) позволят полнее описать закономерности их строения у травянистых видов.

Более широкие возможности в этом смысле предоставляет фитогенное поле деревьев — уже на материале обычного геоботанического учета травяного или мохово-лишайникового покрова на мелких площадках выявляются изменения флористической композиции (в том числе ее экологических характеристик), изменения ассоциированности видов, пространственной структуры покрова. Поддаются определению не только размеры, но и детали строения поля и их экологическая обусловленность.

Эффект воздействия деревьев на подчиненные ярусы привлекает внимание исследователей в первую очередь в разреженных насаждениях, при несомкнутых фитогенных полях. Таковы парковидные ельники Тянь-Шаня (Серебряков, 1945; Соболев, 1963, 1965; Проскуряков, 1972), лесостепь (González-Bernáldez et al., 1969; Jakucs, 1972), лесотундра (Демьянов, 1977, 1978, 1980), редколесья аридных зон (Ротшильд, 1960; Левичев, 1975).

Рассматривая эти работы с точки зрения характеристики фитогенных полей, отметим следующее.

1. В соответствии с теоретическими представлениями А. А. Уранова (1965) обычно удается дифференцировать две зоны поля — внутреннюю и внешнюю; граница между ними довольно ясная и примерно совпадает с проекцией края кроны (Серебряков, 1945; González-Bernáldez et al., 1969; Левичев, 1975; Демьянов, 1978, 1980).

2. Внутренняя зона отличается резким падением напряженности поля от ствола к краю кроны (Демьянов, 1978), благодаря чему в ее пределах можно выделить три «кольца» (Серебряков, 1945; Соболев, 1963, 1965), или «микрозоны» (Проскуряков, 1972).

3. На протяжении внешней зоны градиент поля очень невысок; наружная граница (если она выявляется) соответствует границе распространения корневой системы дерева (Левичев, 1975; Демьянов, 1980).

Перечисленными положениями информация о фитогенных полях деревьев не исчерпывается, однако вследствие разнообразия исследовательских задач и методического несходства имеющиеся литературные данные не всегда позволяют однозначно вычленить общие закономерности структуры фитогенных полей.

Задача настоящей статьи — охарактеризовать некоторые параметры фитогенного поля (относительную протяженность, градиент напряженности, зоны поля и границу между ними) на примере одиночных дубов *Quercus robur*.

Основным материалом послужили описания, выполненные в 1972 г. в пойме среднего течения р. Луги (юг Ленинградской обл.).

Крупные одиночные дубы, сохранившиеся от широколиственных лесов, встречаются главным образом на гривах центральной поймы. При небольшой высоте (8—16 м) они имеют густую округлую крону диаметром 7—15 (17) м, нижний край которой спускается до 2—4 м над землей. Для описания был выбран сенокосный луг с тремя деревьями, растущими в 50—70 м друг от друга. Травостой описывали на квадратных площадках в 0.1 м^2, которые располагались вплотную, в один или два ряда по трансектам, пересекающим подкроновое пространство по радиусу или по секущей. Трансекты начинались у ствола (либо под кроной) и заканчивались на лугу, в 4—12 м от проекции края кроны.

Под одним из дубов трансекты были ориентированы параллельно краю кроны так, чтобы все площадки на каждой трансекте находились на одинаковом расстоянии от ствола. В этом варианте трансект было 10. Из них 4 — к юго-востоку от дерева: на лугу в 15 м от ствола, под краем кроны (5.5 м), под кроной (2 м), вплотную к стволу. Северо-западнее дерева размещалось 6 трансект: на лугу в 15 и 30 м от ствола, на лугу близ проекции края кроны (6.7 м), под краем кроны (6 м), под кроной (2.5 м) и у ствола.

При заложении всех трансект приходилось учитывать направление грив, чтобы площадки лежали примерно на одном уровне. Из-за этого не удалось строго выдержать ориентировку с севера на юг.

Параллельно с описанием растительности описывали почвенные прикопки и отбирали из горизонта 0—10 см смешанные образцы почв из 5—10 точек в радиусе 0.5 м от прикопок. Эти образцы были проанализированы на содержание гумуса, легко гидролизуемого азота, доступных фосфора и калия, кальция, определена кислотность (pH_{KCl}). Общий объем материала составил 338 описаний учетных площадок и 40 почвенных образцов.

Фоновые луга на гривах, где производились описания, представляют обычные в пойме р. Луги остепненные полидоминантные сообщества. Наиболее обильны и постоянны в них *Briza media*, *Trifolium montanum*, *Leontodon hispidus*, *Achyrophorus maculatus*, но наряду с ними нередко содоминируют *Centaurea jacea*, *Potentilla erecta*, *Nardus stricta*, свидетельствующие о значительном обеднении почв. Под кронами дубов травяной покров заметно изменяется: ближе к стволу появляется обильное широкотравье и крупные эвтрофные злаки (*Aegopodium podagraria*, *Anthriscus sylvestris*, *Geranium pratense*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Elytrigia repens*). В подкроновой растительности доминирование отдельных видов выражено резко, но состав доминантов сильно меняется от площадки к площадке. На открытом лугу виды распределены более равномерно.

Несмотря на то что визуально травостой под кроной хорошо отличим от лугового по высоте, сложению, цвету листьев, аспективным видам, провести границу между ними трудно — изменения нарастают постепенно. Наша задача на первом этапе состояла в определении закономерности изменений травостоя, зависящих от влияния дерева, и в поиске возможности проведения границы фитогенного поля. Для этого удобен коэффициент отличия И. Б. Погожева, использованный в аналогичных целях Н. Н. Лащинским (Лащинский, Гинзбург, 1972),

$$\rho_j = \frac{1}{2} |\rho_{ij} - \rho_i|,$$

где ρ_{ij} и ρ_i — доли участия i-го вида в общем проективном покрытии сравниваемых площадок.[1]

Коэффициент ρ может принимать значения от нуля (при полном совпадении набора видов и распределения их покрытий) до единицы (при полном различии). Сравнивая каждую площадку на трансекте с одним и тем же «эталоном», можно выявить закономерности пространственных изменений растительности.

В качестве эталонной площадки («образцовой», по Лащинскому) мы использовали усредненное луговое описание, составленное из описаний 10 площадок, расположенных рядом, юго-восточнее дуба № 1, в 12—14 м от его ствола. Остальные площадки объединяли по две перпендикулярно направлению радиальной трансекты.

---

[1] Коэффициент отличия Погожева идентичен неметрическому коэффициенту (Williams, Lance, 1965, цит. по: Василевич, 1969)

$$\frac{\sum_j |x_{1j} - x_{2j}|}{\sum_j (x_{1j} + x_{2j})}.$$

Если обилия (покрытия) видов x_j выражены в долях от единицы, т. е. $\sum x_{1j} = \sum x_{2j} = 1$, то $\sum (x_{1j} + x_{2j}) = 2$ и тогда формула неметрического коэффициента обращается в $^1/_2 \sum_j |x_{1j} - x_{2j}|$.

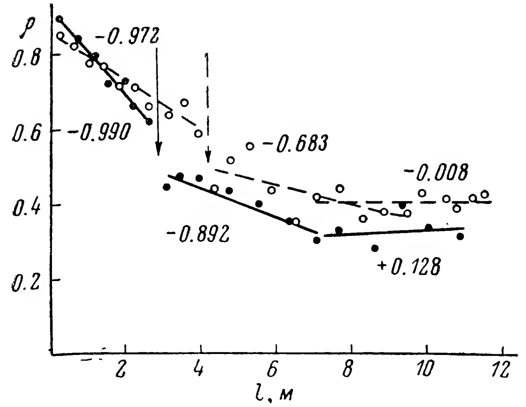


Рис. 1. Изменение травяного покрова в фитогенном поле дуба № 1.

Линии построены по уравнениям регрессии; *цифры на графике* — значения коэффициентов корреляции между ρ (коэффициент отличия) и *l* (расстояние от ствола) для каждого отрезка трансект (подчеркнуты достоверные значения). Здесь и на рис. 3 *черные точки* и *сплошные линии* — трансекта 1 (к северо-западу от ствола), *светлые кружки* и *прерывистые линии* — трансекта 2 (к юго-востоку); *стрелками* показано положение проекции края кроны (с северо-запада и юго-востока).

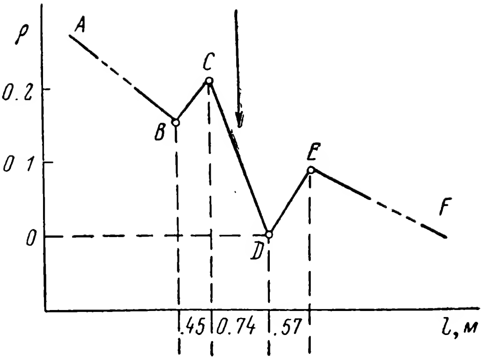


Рис. 2. Фрагмент усредненной кривой изменения коэффициентов отличия ρ — скачки под краем кроны.

Положение проекции края кроны отмечено стрелкой.

Цифры на оси абсцисс соответствуют среднему расстоянию между поворотными точками; *по оси ординат* — коэффициент отличия (превышение над точкой *D*).

Рассчитанные величины ρ отчетливо показали связь степени изменений луговой растительности с расстоянием от дерева *l*. Квадрат корреляционного отношения (η^2) ρ к *l* для 38 пар площадок по двум трансектам оказался равным 0.931, а коэффициент корреляции между ρ и *l* равен —0.921.

Анализ графиков (рис. 1) обнаруживает две зоны: под кроной (внутреннюю) и вокруг проекции кроны (внешнюю). На их различие указывают криволинейный характер связи коэффициента Погожева с расстоянием от ствола и резкий скачок кривой под краем кроны, на границе между зонами. Криволинейность подтверждается сравнением η^2 и r^2 — $F_\xi=4.21$ ($P=0.99$) (Плохинский, 1970). Попытаемся доказать достоверность скачка, воспользовавшись методикой В. И. Василевича (1975). Для этого вычислим последовательные разницы $d=\rho_{A,j+1}-\rho_{A,j}$(*A* — образцовая площадка), среднюю разницу и среднее квадратическое отклонение для всей трансекты. Можно ожидать, что с вероятностью 95% все положительные разницы не будут превышать $\bar{d}+2\sigma$, т. е. на трансекте 1 величину $0.033+2\cdot0.057=0.147$ и на трансекте 2 — 0.141. Коэффициенты ρ соседних площадок под краем кроны имеют разницы соответственно 0.18 и 0.15, что показывает правомерность разделения фитогенного поля дуба на две несходные части.

Сложнее определить радиус внешней части фитогенного поля: здесь уже нет заметной границы с растительностью открытого луга. Воспользуемся тем, что на северо-западной трансекте (№ 1) хорошо выражена клинальная зона, примыкающая снаружи к проекции кроны (рис. 1). К ней относится не менее семи площадок по 0.2 м². Величины ρ этих площадок достоверно коррелируют с расстоянием ($r=-0.892$, $P=0.97$). Но можно предположить, что корреляция существует и для всего внекронового отрезка трансекты. Это не подтвердилось: присоединение остальных площадок дало $r=-0.143$, отличающийся от предыдущего на уровне значимости 0.05. Следовательно, объединение неправомерно и на расстоянии около 4.5 м от проекции края кроны начинается область луга вне влияния дерева.

Для анализа трансекты 2 был применен сходный метод. Однако из-за сильной мозаичности травяного покрова внешняя клинальная зона плохо отличалась от фонового луга, а рассчитанная для всего внекронового пространства корреляция между ρ и *l* оказалась незначимой ($r=-0.490$, $P=0.94$). Лучшие результаты дал расчет для двух частично перекрывающихся отрезков трансекты: выявились достоверная корреляция вблизи края кроны и отсутствие связи в удаленном от дерева отрезке (рис. 1). По-видимому, внешняя граница фитогенного поля находится около пересечения линий регрессии, т. е. в 3—4 м от проекции кроны.

Таким образом, трансекты расчленились на 3 отрезка, соответствующие внутренней и внешней частям фитогенного поля дерева и фоновому лугу. Для каждого отрезка были вычислены коэффициенты корреляции между величиной ρ и расстоянием от ствола l и уравнения линейной регрессии (рис. 1).

Характер изменений травяного покрова, описанный в фитогенном поле дуба № 1, закономерно повторяется на других трансектах и под разными деревьями (табл. 1). Линии регрессии в пределах зон обычно близки к прямым, и в разных зонах угол их наклона неодинаков. Изменение угла наклона может иметь разный знак: либо от большего в подкроновой зоне к меньшему во внешней (дубы №№ 1, 4), либо от меньшего к большему (дуб № 2, трансекта 2). Это определяется радиусом кроны, поскольку суммарный градиент коэффициентов отличия в подкроновой зоне во всех случаях составляет примерно 0.25—0.30. Трансекты, проложенные по секущей относительно края кроны, менее показательны, чем радиальные, так как во внутренней зоне может сказываться расстояние не столько от ствола, сколько от проекции края кроны.

Однако наиболее существенная особенность всех изученных линий регрессии — наличие скачка, перепада под краем кроны (табл. 1). Сопоставление кривых в отрезке, примыкающем к границе двух зон, показало, что форма кривых весьма постоянна. Как правило, можно выделить элементы: следующий после более или менее плавного спуска под кроной небольшой скачок вверх, затем крутой спад, вновь небольшой скачок вверх и пологий спуск к лугу. Таким образом, под краем кроны коэффициент ρ изменяется по сложной кривой, имеющей четыре поворотные точки.

ТАБЛИЦА 1

Средние коэффициенты отличия ρ площадок, расположенных на разном расстоянии от дерева, от луговой эталонной площадки

№ дерева и трансекты	n	Расстояние от ствола, м											$\eta^2\rho/l$	r	F_ξ
		$\leqslant 1.0$	1.1—1.9	2.0—2.9	3.0—3.9	4.0—4.9	5.0—5.9	6.0—6.9	7.0—7.9	8.0—8.9	9.0—9.9	10.0—10.9			
Дуб № 1															
трансекта 3	10	—	.68	.63	.70* .57 .47*	.48	—	—	—	—	—	—	.564	—.735	.10
трансекта 4	20	—	.78	.64	.59	—	—	—	—	—	—	—	.849	—.866	2.29
Дуб № 2															
трансекта 1	27	—	—	—	.76	.78	.78	.73 .78*	.55 .49*	.56	.50	.47	.928	—.898	6.69
трансекта 2	55	.91	.90	.85	.81	.77	.69 .78*	.58 .53*	.51	.43	.34	.37	.956	—.966	2.60
Дуб № 4 (1974)															
трансекта 1	37	—	—	.81	.79 .86*	.76	.68 .65*	.68	.64	.61	.56	.57	.853	—.909	.62
трансекта 2	33	—	—	.84	.70	.63	.62* .54 .44*	.48	.43	.43	.45	.43	.914	—.880	5.54

Примечание. Здесь приведены цифры после запятой; цифры, отмеченные звездочкой, —ρ площадок на границе кроны (последней под кроной и первой вне проекции кроны). Подчеркнуты достоверные значения η^2, r, F_ξ ($P \leqslant 0.05$).

Чтобы получить среднюю характеристику описанной кривой, мы вычислили координаты всех поворотных точек относительно абсолютного минимума в конце скачка под краем кроны, координаты которого (величина ρ и расстояние от ствола) были приняты за нуль (рис. 2). Главная особенность пограничного скачка — высокий градиент ρ. В то время как под кроной максимальные изменения ρ на 1 м составляют 0.04—0.09, под краем кроны это изменение в среднем достигает 0.30 на 1 м (от 0.16 до 0.94). Требуется доказать, что эти величины действительно различаются. Вычислим среднюю разницу $\bar{d}_i$ между всеми ρ_i и ρ_{i+1} для подкронового отрезка AB (рис. 2) и среднее квадратичное отклонение σ_d. Если отрезок CD принадлежит AB, то $t=(\bar{d}_i-d_{CD})/\sigma_d$ будет меньше t_{st}. Когда скачок CD «растянут» ($d_{CD}=d_1+d_2+\ldots+d_k$), возможен расчет по формуле

$$t=\frac{k\bar{d}_i-\sum d_k}{\sigma_d},$$

где $\Sigma d_k=\rho_C-\rho_D$, k — число разниц между точками C и D.[2] Так же можно проверить отрезок BC. Для DE нужно сравнить разницу $\rho_D-\rho_E$ с $\bar{d}$ внекронового отрезка трансекты.

Результаты приведены в табл. 2. Скачок CD проверялся дважды — сравнением с подкроновым отрезком AB и с луговым отрезком FE, и в большинстве случаев подтвердилась его достоверность. Значимы и скачки BC и DE. Следовательно, описанный характер изменений травяного покрова на границе проекции кроны можно считать неслучайным.

ТАБЛИЦА 2

Разницы между ординатами поворотных точек (скачки коэффициентов отличия ρ) близ края кроны и оценка достоверности скачков t

№ дерева и трансекты	Под кроной		Под краем кроны	Вне кроны	
	$\bar{d}_{AB}\pm\sigma_d$	t_1/d_{BC}	$t_1/d_{CD}/t_2$	d_{ED}/t_2	$\bar{d}_{EF}\pm\sigma_d$
Дуб № 1					
трансекта 1 (1)	.031±.055	2.4/—.101	$\underline{4.2}$/.293/$\underline{4.1}$	.219/$\underline{4.6}$	—.026±.059
трансекта 1 (2)	.041±.075	1.3/—.060	0.6/.085/1.0	.081/0.5	—.026±.059
трансекта 2 (1)	.043±.029	1.7/+.093	2.0/.143/1.2	.077/1.2	—.024±.082
трансекта 2 (2)	.043±.052	0.6/+.009	2.4/.210/2.0	.012/0.4	—.024±.082
трансекта 3	.009±.081	1.4/—.103	$\underline{7.1}$/.260/ —	.097/ —	—
Дуб № 2					
трансекта 1	.009±.011	$\underline{2.4}$/—.069	$\underline{6.8}$/.231/$\underline{8.0}$	.132/$\underline{6.6}$	—.015±.027
трансекта 2	.026±.024	$\underline{4.5}$/—.080	$\underline{8.6}$/.254/$\underline{5.1}$	.039/1.8	—.029±.038
Дуб № 4 (1974)					
трансекта 1	.018±.060	$\underline{2.6}$/—.118	$\underline{2.4}$/.178* .173*/$\underline{2.5}$	.061/1.1	—.012±.065

Примечание. t_1 — критерий Стьюдента при сравнении скачков с $\bar{d}_{AB}$; t_2 — при сравнении скачков с $\bar{d}_{EF}$; подчеркнуты значения t, превышающие $t_{.05}$. Звездочками отмечены два последовательных скачка, определяемые границами низкой (1.0—1.5 м высотой) и высокой частей (5 м) кроны; если рассматривать их как единый скачок, то различие с $\bar{d}_{AB}$ и $\bar{d}_{EF}$ остается достоверным.

Нельзя не заметить, что дискретность границы может быть выявлена только при достаточно дробном учете. Все поворотные точки лежат на расстояниях порядка 0.5 м друг от друга, а «большой скачок» происходит в пределах 0.3—1.3 м. При объединении площадок на отрезках более 0.6—1.0 м или сглаживании кривых перепад между внутренней и внешней зонами не обнаруживается, хотя общее направление кривой проявляется достаточно четко (Прейс, Самойлов, 1977).

Итак, с увеличением напряженности фитогенного поля дуба изменяются флористический состав и покрытие отдельных видов травяного покрова, причем в пристволовой микрозоне отличие почти достигает максимально возможного (ρ=0.90—0.97).

---

[2] Метод предложен В. С. Ипатовым (по устному сообщению).

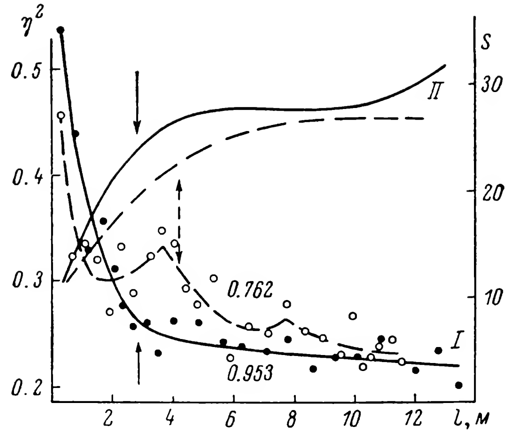


Рис. 3. Зависимость индексов разнообразия травяного покрова от положения в фитогенном поле дуба № 1.

I — кривые изменения индекса Макинтоша (*цифры у кривых* — значения η^2); *II* — кривые изменения видовой насыщенности S на площадках 0.1 м².

Представляет интерес выяснить, как влияет дерево на другие характеристики травяного покрова, в частности показатели разнообразия. Мы остановились на двух показателях: разнообразии видов (видовом богатстве, видовой насыщенности) и индексе разнородности Макинтоша. Видовое богатство S определялось на площадках 0.1 м². Индекс Макинтоша вычисляется по формуле (McIntosh, 1967)

$$\sqrt{\sum_{i=1}^{S} x_i^2},$$

где x_i — обилие i-го вида, S — общее число видов. Этот показатель по своим свойствам аналогичен индексу концентрации доминирования Симпсона (Simpson, 1949)

$$C=\sum_{i=1}^{S}\left(\frac{n_i}{N}\right)^2;$$

где n_i — обилие i-го вида, N — общее (суммарное) обилие S видов.

Обе величины соответствуют расстоянию (или его квадрату) в многомерном пространстве от площадки до начала координат. Они возрастают при уменьшении числа доминантов и увеличении их обилия. Исходя из этого свойства можно ожидать, что индекс Макинтоша луговых площадок будет невысоким (много доминантов с низким покрытием), а для площадок под кроной — возрастет (доминантов мало, но с высоким покрытием). При вычислении индекса Макинтоша x_i определялось как относительное покрытие видов при условии, что сумма x_i всех S видов равна единице, т. е. фактически использовался корень квадратный индекса Симпсона. Для упрощения расчета мы преобразовали формулу

$$C=\frac{1}{N}\sqrt{\sum_{i=1}^{S} x_i^2}.$$

Полученные результаты иллюстрируют рис. 3 и табл. 3. Как и ожидалось, при увеличении напряженности фитогенного поля индекс доминирования также увеличивается. С расстоянием от дерева связано 75—82% варьирования этого показателя. Однако в отличие от коэффициента Погожева индекс Макинтоша изменяется по кривой, близкой к гиперболе: максимальные значения наблюдаются на нескольких площадках у основания ствола, затем индекс резко падает и далее все более плавно уменьшается, стабилизируясь за границей кроны. Вычисление корреляционного отношения отдельно для подкронового (без пристволового) и внекронового отрезков трансект показало, что в этом случае исчезает связь индекса доминирования с расстоянием. Следовательно, наличие корреляции определяется ступенчатостью изменений индекса, несколькими уровнями его значений: высоким, средним и низким. Это позволяет разграничить пристволовую подзону с высокой, подкроновую с умеренной и внешнюю (луговую) зону с низкой концентрацией доминирования. На границе внутренних подзон изменение индекса Макинтоша очень резкое, на границе внутренней и внешней зон индекс тоже меняется. На разных трансектах это выражается по-разному, но в общем происходят быстрое увеличение или уменьшение полидоминантности, т. е. чаще всего проекция края кроны — это граница структурная. Реже граница зон представляет границу видового состава типа вспышки (Ниценко, 1973), которая не отражается на величине индекса доминирования, а проявляется в возрастании видовой насыщенности.

ТАБЛИЦА 3

Средние значения индекса Макинтоша учетных площадок, расположенных на разном расстоянии от дерева

№ дерева и трансекты	n	Расстояние от ствола, м											η^2	r	$F\xi$
		$\leqslant 1.0$	1.1—1.9	2.0—2.9	3.0—3.9	4.0—4.9	5.0—5.9	6.0—6.9	7.0—7.9	8.0—8.9	9.0—9.9	10.0—10.9			
Дуб № 1															
трансекта 4	20	—	.36	.29	.29	—*	—	—	—	—	—	—	.482	—.585	.94
Дуб № 2															
трансекта 1	27	—	—	—	.35	.38	.41	.35	.28*	.31	.30	.25	.752	—.764	2.70
трансекта 2	55	.50	.48	.34	.33	.33	.31	.28*	.26	.27	.24	.27	.802	—.791	4.25
трансекта 3	32	—	—	.49	.43	.46	.40	.36	.33	.32*	.34	—	.819	—.847	2.23

Примечание. Приведены цифры после запятой; звездочкой показано положение проекции края кроны. Подчеркнуты достоверные значения η^2, r, $F\xi$ ($P \leqslant 0.05$).

В целом видовая насыщенность отчетливо реагирует на изменение напряженности фитогенного поля только в пределах его внутренней (подкроновой) части (рис. 3). Внешняя часть поля характеризуется несколько пониженной видовой насыщенностью по сравнению с фоновым лугом. Вне кроны прослеживается достоверная корреляция этого показателя с расстоянием от дерева. Для соответствующих отрезков трансект у дуба № 1 получены величины $r=+0.594$ (трансекта 1) и $r=+0.462$ (трансекта 2). К югу от края кроны область пониженной видовой насыщенности простирается примерно на 3—4 м (до 8 м от ствола): в ее пределах среднее значение $\bar{S}=25.2$, а на отрезке 8—12 м $\bar{S}=26.8$ ($t_d=2.33$, $P=0.05$). К северу, как видно по рис. 3, видовая насыщенность начинает возрастать только в 10 м от ствола, в то время как граница внешней части поля, определенная по изменению ρ, проходит на 3 м ближе.

Общий характер кривой изменения видовой насыщенности в фитогенном поле дуба № 1 подтверждается данными табл. 4. В ней использованы материалы описаний 1970 г., выполненных по той же методике, которая применялась под дубом № 3.

ТАБЛИЦА 4

Средняя видовая насыщенность ($\bar{S}$) на площадках 0.1 м^2 в фитогенном поле дубов и на лугу

№ дерева		Местоположение учетных площадок								
		к северу					к югу			
		луг	луг у края кроны	под краем кроны	под кроной	у ствола		под кроной	под краем кроны	луг
Дуб № 3	$\bar{S}$	27.5	24.1	24.3	18.1	13.3		18.5	23.1	27.4
	$\sigma_{\bar{x}}$	0.66	0.57	0.56	0.89	0.40		0.74	0.71	0.49
Дубы №№ 10—15 (1970 г.)	$\bar{S}$	28.3	—	25.3	19.0	12.3	11.8	20.4	26.0	27.1
	$\sigma_{\bar{x}}$	0.46	—	0.56	0.49	0.49	0.46	0.63	0.56	0.34

Примечание. Квадратной скобкой соединены достоверно отличающиеся средние, близкие по величине.

Такой способ расположения площадок (параллельно краю кроны) удобен для определения еще одного показателя, характеризующего строение травяного покрова — конденсированности. Поскольку каждая группа площадок находится в определенной подзоне фитогенного поля, площадки в пределах группы испытывают одинаковое воздействие дерева. Благодаря этому можно сравнить степень варьирования травяного покрова при разной напряженности фитогенного поля дерева, что и отражается степенью конденсированности (Василевич, 1971).

$$K = \sqrt{R_0^2 - \sum x_i^2},$$

где R_0^2 — средний квадрат расстояния отдельных площадок от начала координат (средний квадрат индекса Макинтоша для отдельных площадок группы); Σx_i^2 — квадрат индекса Макинтоша для средней площадки с покрытиями видов, равными средним арифметическим. Величина K аналогична дисперсии, поэтому она тем выше, чем сильнее меняется растительность от площадки к площадке.

Из данных табл. 5 видно, что конденсированность постепенно увеличивается по мере усиления влияния дерева и вблизи ствола почти удваивается по сравнению с открытым лугом ($K_{\text{ст}}=0.261$, $K_{\text{л}}=0.140$). Вычисление этой величины для 10 площадок в приствольной подзоне поля дуба № 2 дало $K=0.259$.

ТАБЛИЦА 5

Изменение некоторых характеристик травяного покрова в фитогенном поле дуба № 3

Показатели	Местоположение трансект								
	к северу						к югу		
	луг$_2$	луг$_1$	луг у края кроны	под краем кроны	под кроной	у ствола	под кроной	под краем кроны	луг
Коэффициент отличия ρ*	.249	.332	.393	.512	.690	.810	.629	.396	.259
Индекс Макинтоша									
а) пл. 0.1 м² (средний по 10)	.274	.236	.259	.257	.318	.373	.286	.305	.274
б) пл. 1 м²	.227	.189	.213	.199	.260	.266	.216	.236	.236
Степень конденсированности K	.153	.141	.149	.163	.183	.261	.188	.171	.140
Видовое богатство S*	44	49	44	48	38	30	47	46	48

Примечание. Показатели, отмеченные звездочкой, определялись для 10 площадок по 0.1 м² (т. е. для площади 1 м²).

В табл. 5 для трансект под дубом № 3 приводятся все обсуждавшиеся ранее показатели. Определение их для блоков из 10 площадок по 0.1 м² позволяет представить, как описанные закономерности зависят от размера площади учета. Оказалось, что снижается только амплитуда индекса доминирования вследствие увеличения видового богатства и выравнивания обилий. Амплитуда коэффициента отличия в ряду открытый луг—центр фитогенного поля близка к таковой для площадок 0.1 м² (ср. с табл. 1).

Таким образом, все использованные нами показатели обнаружили тесную зависимость от напряженности фитогенного поля деревьев. Положение площадок относительно центра поля определяет до 80—95% варьирования этих показателей, так что градиент от ствола дерева к открытому лугу можно считать первой осью вариации травяного покрова.

Сильное воздействие деревьев на подчиненные ярусы подтверждают литературные данные, полученные в разных растительных формациях. Под кронами ели тяньшанской и черного саксаула, лиственницы Гмелина и фисташки настоящей, дуба каменного и сосны обыкновенной описаны растительные группировки, резко отличные от фоновых. Такая же картина характерна и для кустарниковых сообществ — фитогенные поля кустов вызывают образование мозаичности травяного покрова (Лавренко, 1951; Ротшильд, 1960; Санчир и др., 1972; Shmida, Whittaker, 1981; Westman, 1981).

Существование корреляции между параметрами напочвенного покрова и степенью влияния деревьев (или кустарников) не означает одинаковой направленности изменений этих параметров. Последняя зависит от экологического фона и степени перестройки факторов в фитогенном поле.

Насколько можно судить по литературе, в зоне максимальной напряженности поля снижаются видовое богатство и индекс выравненности, а индекс доминирования возрастает. Индекс Макинтоша, вычисленный по данным В. А. Демьянова (1980) для мохово-лишайникового яруса, под кронами лиственниц равен 0.793 и 0.640, а на «полянах» — соответственно 0.692 и 0.541. В одних случаях это явление объясняется сильным затенением, в других — засолением, снижением азотфиксации и т. д. Данная зона может ограничиваться пристволовым кольцом, но в более жестких условиях распространяется на всю проекцию кроны.

Ослабление влияния дерева приводит к изменению показателей разнообразия. Эта зона примыкает к проекции края кроны — изнутри или снаружи — в зависимости от локализации наиболее благоприятного сочетания микроклиматических и почвенно-гидрологических условий. Например, черный саксаул создает такой режим непосредственно под краем кроны (Ротшильд, 1960), тяньшанская ель в разных условиях мезорельефа — под кроной вблизи края или во внешней части поля (Проскуряков, 1972), каменный дуб — во внешней части фитогенного поля (González-Bernáldez et al., 1969).

Индексы разнообразия напочвенного покрова изменяются при этом неодинаково. Под черным саксаулом образуется кольцо с максимальной концентрацией доминирования (преобладают одновидовые заросли) и, вероятно, с высоким видовым богатством. Внешняя часть фитогенного поля каменного дуба, начиная от проекции края кроны, характеризуется резким повышением энтропии.

Общей закономерностью является уменьшение видового богатства (видовой насыщенности) как следствие уменьшения экологической емкости местообитания во внутренней части поля. В то же время благодаря образованию мозаики несходных микроместообитаний фитогенных полей и фоновых общее видовое разнообразие существенно возрастает (Уиттекер, 1980).

Попытаемся установить, за счет действия каких экологических факторов возникает флористическая и структурная перестройки травяного покрова в фитогенном поле дубов.

Каналы влияния дерева на условия местообитания можно представить следующим списком:

1) снижение освещенности (затенение);

2) изменение вторичных параметров микроклимата (температурного режима, влажности воздуха, образования росы и тумана);

3) обогащение дернового горизонта органическим веществом, а также азотом, фосфором, калием, кальцием и другими элементами, извлекаемыми корневой системой дерева из глубоких горизонтов и высвобождающимися при разложении опада;

4) изменение режима влажности почвы: более раннее снеготаяние, перехват осадков кроной, снижение эвапотранспирации в области затенения;

5) аллелопатические воздействия дерева: прижизненные (смыв с кроны) и при разложении опада;

6) воздействие ризосферных микроорганизмов и животных, привлекаемых деревом (почвенных беспозвоночных, насекомых-фитофагов, млекопитающих землероев, птиц).

Проведенные измерения показали, что микроклиматические факторы достоверно скоррелированы с напряженностью поля. Освещенность близ центра поля (у ствола) в среднем за день составляет 3.5—5.0% от освещенности на лугу. Температура воздуха под кроной на высоте 20 см была в ясный июньский день ниже на 6.5—7.9° (средняя за период 12—17 ч), а ночью (с 22 до 4 ч) — на 1.2—1.6° выше по сравнению с лугом. Вследствие разницы в интенсивности транспирации относительная влажность воздуха днем в подкроновом травостое составила около 60% при 85—90 на лугу. Все это создает более мягкие условия микроклимата и выравнивает режим почвенной влажности под кроной.

Основные агрохимические характеристики почв ухудшаются с увеличением расстояния от ствола: понижается pH, содержание гумуса, общего и легкогидролизуемого азота, доступных форм фосфора и калия, суммы обменных оснований. Амплитуда изменения показателей почвенного богатства по градиенту фитогенного поля дубов, по нашим данным, может быть весьма значительной. Содержание гумуса и доступного азота в луговой почве нередко в 1.3—1.5, фосфора в 1.5—2.0, калия в 3—5 раз ниже, чем в центре проекции кроны.

Об остальных факторах мы не располагаем собственными материалами, но зафиксированные изменения микроклимата и почв достаточно существенны, чтобы вызвать изменения травяного покрова. Показательны в этом плане результаты балльной оценки факторов по экологическим шкалам. С учетом проективного покрытия видов были вычислены баллы увлажнения (по Klapp, 1965), содержания азота (по Kovács, 1969), гумуса, фосфора и кислотности почвы (по Hundt, 1966) для площадок по трансектам у дуба № 1. Высокая корреляция оценок по шкалам с данными прямых измерений позволяет с помощью этих оценок попытаться ответить еще на один вопрос: какие же факторы вызывают скачкообразное изменение растительности под краем кроны?

Скорее всего можно ожидать, что близ края кроны резко меняется увлажнение. На границе подкроновой зоны, где увлажнение выше лугового благодаря низкой эвапотранспирации, находится узкая полоса, в которой почва промачивается сильнее за счет стока осадков с края кроны. С внешней стороны эта полоса граничит с лугом, режим влажности которого характеризуется переменностью и сухостью верхних горизонтов почвы. В области, выделенной как внешняя часть фитогенного поля, вероятно, сказывается иссушающее влияние дерева — его деятельные корни находятся здесь на глубине 20—50 см. И действительно, оценки увлажнения по 10-балльной шкале Клаппа в пределах метровой полосы за проекцией края кроны падают сразу на 1 балл, тогда как их колебания в подкроновой зоне и на лугу не превышают 0.3—0.5 балла.

Из физико-химических параметров почвы подобный перепад дают только оценки pH по шкале Хундта. Это хорошо согласуется с данными определения кислотности почвенных образцов. Аналитические данные указывают также, что кислотность под краем кроны, как правило, ниже не только по сравнению с подкроновой зоной, но и с открытым лугом. По-видимому, причина заключается в усилении промывного режима дополнительным стоком с кроны.

Нельзя исключить из числа факторов, ответственных за краевой скачок, аллелопатическое воздействие смывных вод — оно тоже ограничено внутренней зоной. Есть данные, что колины дуба черешчатого накапливаются в почве и влияют на ее водный режим (Баранецкий, Ивченко, 1980).

Подводя итог, обратим внимание на следующее.

Во-первых, необходимо отметить своеобразие формы пограничного скачка, сопровождающегося двойным краевым уклонением. Если сам скачок определяется водным режимом, то краевые уклонения трудно связать с какими-либо экологическими факторами. Возможно, они объясняются перестройкой межвидовых взаимодействий. В пользу этого предположения свидетельствуют данные о существенном изменении ассоциированности видов подчиненных ярусов в фитогенном поле деревьев (Samoilov, 1975; Демьянов, 1978).

Во-вторых, представляет интерес направление изменений показателей разнообразия в фитогенном поле дубов. Высокие индексы доминирования, сильная конденсированность, пониженная выровненность и малое видовое богатство характерны для прирусловых сообществ поймы, постоянно омолаживаемых аллювиальностью. Аналогичные параметры травяных сообществ, наблюдаемые в зонах максимального влияния деревьев, можно рассматривать как задержку сукцессии. Сохранение черт, которые свойственны молодым, несформированным сообществам прирусловья (включая и некоторую часть прирусловой флоры), в условиях центральной поймы, в какой-то мере обусловлено параллелизмом действия, замещением ведущих факторов. Аллювиальность как селективный фактор, ограничивающий видовое богатство, замещается затенением, аллювий как источник повышения плодородия почвы замещается почвоулучшающим воздействием древесного опада.

ЛИТЕРАТУРА

Баранецкий Г. Г., Ивченко А. И. (1980). О фитоценотической роли растительных выделений дубов черешчатого и бореального. Тр. Львовск. с.-х. инст., 88. — Берман Д. И., Шамолин В. А. (1975). К изучению пространственной агрегированности биоценоза опустыненной степи юго-восточного Алтая. В кн.: Роль животных в функционировании экосистем. М., Наука. — Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л., Наука. — Василевич В. И. (1971). Изменение разнообразия в ходе сукцессии лесной растительности в пойме. В кн.: Анализ закономерностей растительного покрова речных пойм. Уфа, Изд. Башк. ГУ. — Василевич В. И. (1975). Выявление границ в растительном покрове. Бюл. МОИП, отд. биол., 80, 3. — Галанин А. В. (1980). Влияние фитогенного поля на распределение растений. Экология, 6. — Галанин А. В., Мизина Л. Ф., Пахолкова Г. И., Шушкова С. Ф. (1976). Распределение растений в фитогенном поле некоторых эдификаторов травянистых фитоценозов. В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М., Наука. — Галанин А. В., Неугодова Г. И., Шушкова С. Ф. (1979). Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv. (*Poaceae*). Бот. ж., 64, 8. — Демьянов В. А. (1977). Влияние лиственницы *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на строение нижних ярусов в редколесьях и рединах на крайнем северном пределе ее распространения (Таймыр, 72°30′ с. ш.). Бот. ж., 62, 9. — Демьянов В. А. (1978). Метод изучения фитогенного поля древесных пород. Бот. ж., 63, 9. — Демьянов В. А. (1980). Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр). Бот. ж., 65, 7. — Жукова Л. А. (1967). Изменение возрастного состава популяций луговика дернистого на Окских лугах. Автореф. канд. дис. М. — Жукова Л. А., Богданова А. Г. (1977). Анализ взаимоотношений некоторых луговых растений аллелопатическим методом. В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М., Наука. — Ипатов В. С. (1971). Исследования структуры растительных сообществ. Автореф. докт. дис. Тарту. — Лавренко Е. М. (1951). О мозаичности степных растительных ассоциаций, связанной с работой ветра и жизнедеятельностью караган. Вопросы географии, 24. — Лащинский Н. Н., Гинзбург Э. Х. (1972). К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья. Изв. СО АН СССР, 5, сер. биол. н., 1. — Левичев И. Г. (1975). О динамике травянистых микрогруппировок в фисташниках Бадхыза (Туркменская ССР). Бот. ж., 60, 7. — Михайлова Н. Ф. (1975). Размещение особей одного вида относительно особей другого вида-эдификатора (к проблеме фитогенного поля). Автореф. канд. дис. М. — Михайлова Н. Ф. (1977). О характере взаимоотношений некоторых плотнодерновинных злаков. В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М., Наука. — Мордкович В. Г. (1973). Устойчивость и динамика агрегаций под крупными растениями Курайской степи. В кн.: Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск, Наука. — Ниценко А. А. (1973). Границы растительных ассоциаций и синузий в травяном покрове (морфология, причинная обусловленность и динамика). Тр. Петергоф. биол. инст., 22. — Плохинский Н. А. (1970). Биометрия. М., Изд. МГУ. — Прейс Ю. И., Самойлов Ю. И. (1977). Опыт выявления границ между элементами мозаики в луговой растительности. Бюл. МОИП, отд. биол., 82, 4. — Проскуряков М. А. (1972). Особенности формирования травостоя в ельниках Заилийского Алатау. Лесоведение, 3. — Ротшильд Е. В. (1960). Мозаичность растительного покрова пустыни, возникающая под влиянием деревьев и кустарников. Бот. ж., 45, 12. — Самойлов Ю. И. (1980). Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара. Бот. ж., 65, 2. — Санчир Ч., Кашапов Р. Ш., Миркин Б. М., Цагаанмаам Д. (1972). О микрогруппировках *Caragana microphylla* (Pall.) Lam. в сухих степях Средне-Халхасского района МНР. Бот. ж., 57, 8. — Серебряков И. Г. (1945). Биология тяньшанской ели и типы ее насаждений в пределах Заилийского и Кунгей Алатау. Учен. зап. бот. сада МГУ, 82, 5. — Соболев Л. Н. (1963). Особенности распределения растительности и почв в парковидных ельниках Тянь-Шаня. Бюл. МОИП, отд. биол., 68, 3. — Соболев Л. Н. (1965), Особенности распределения растительности и почв в сплошных ельниках Тянь-Шаня. Бюл. МОИП, отд. биол., 70, 3. — Стебаев И. В. (1979). Животное население и биогенная пространственно-функциональная организация биогеоценоза. Зоол. ж., 58, 1. — Стебаева С. К. (1973). Экология ногохвосток юго-восточного Алтая. В кн.: Экология и структура населения почвообитающих животных Алтая. Новосибирск, Наука. — Терешкова Е. В., Смелова О. С. (1977). Сравнительное распределение коллембол в поле растений с разным типом корневых систем. Зоол. ж., 56, 3. — Уиттекер Р. (1980), Сообщества и экосистемы. М., Прогресс. — Уранов А. А. (1965). Фитогенное поле. В кн.: Проблемы современной ботаники, 1. М.; Л., Наука. — Уранов А. А., Михайлова Н. Ф. (1974). Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. Бюл. МОИП, отд. биол., 79, 5. — González-Bernáldez F., Morey M., Velasco F. (1969). Influences of *Quercus ilex rotundifolia* on the herb layer at the El Prado forest (Madrid), A multivariate approach to community structure, diversity and environmental factors. Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat., Sec. biol., 67, 3—4. — Hundt R. (1966). Ökologisch-geobotanische Untersuchungen an Pflanzen der Mitteleuropäischen Wiesenvegetation. Leipzig. — Jakucs P. (1972). Dynamische Verbindung der Wälder und Rasen. Budapest. — Klapp E. (1965). Grünlandvegetation und Standort nach Beispiel aus West-, Mittel- und Süddeutschland. Berlin—Hamburg. — Kovács M. (1969). Pflanzenarten und Pflanzengesellschaften als Anzeiger des Bodenstickstoffs. Acta Bot. Acad. Sci. Hungar., 15, 1—2. — McIntosh R. P. (1967). An index of diversity and relation of certain concepts of diversity. Ecology, 48, 3. — Samoilov Yu. I. (1975). Influence of trees on herb layer. Abstr. XII Int. Bot. Congr. Leningrad. — Shmida A., Whittaker R. H. (1981). Pattern and biological microsite effects in two scrub communities. Southern California. Ecology, 62, 1. — Simpson E. H. (1949). Measurement of diversity. Nature, 163. — Westman W. E. (1981). Diversity relations and succession in Californian coastal sage scrub. Ecology, 62, 1.

Ленинградский государственный университет. Получено 20 IV 1982.

SUMMARY

Variations in floristic composition, the structure and indices of meadow vegetation variety under the influence of the single oak-trees, are considered. The regularities in the correlation between the used characteristics (distinction coefficient, the index of McIntosh, the condensation rate, species abundance) and the distance from a tree, are described. The uneven character of changes is shown in the herbstand under the crown edge, which is explained by the peculiarities of the moistening regime and species interrelations. An analysis of the variety indices allows to draw a parallel between the herbaceous vegetation in the phytogeneous field of a tree and successionally young meadows of the near-bed flood plain.

УДК 631.175 : 539.22 : 581.55

И. В. Карманова

СВЯЗЬ ПРОДУКЦИОННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ С ВЕРТИКАЛЬНОЙ СТРУКТУРОЙ СООБЩЕСТВА

I. V. KARMANOVA. THE CORRELATION BETWEEN THE PRODUCTIONAL ACTIVITY WITH THE VERTICAL STRUCTURE OF THE COMMUNITY

Рассматриваются изменения продукционной деятельности по вертикальному профилю в сложном сосняке и липняке. Предлагается выделять горизонты на основе кроновых пространств ярусов, поскольку последние являются областями высокой продукционной деятельности с высокими величинами контактности и относительного прироста. Продукционный процесс в сообществе определяется интенсивностью образования фитомассы (по величине контактности и относительного прироста) и ее объемом, вовлекаемым в продукционную деятельность.

Характер функционирования лесного сообщества зависит от его вертикальной структуры, а последняя в значительной степени определяется набором и обилием жизненных форм, слагающих ярусы (под структурой понимается экологическое и пространственное разграничение сообщества — Корчагин, 1976). К настоящему времени имеются исследования, посвященные изучению вертикальной структуры (Уткин, Дылис, 1966; Дылис, Носова, 1977; Уткин и др., 1980; Oszlanyi, 1977; Тамм, Росс, 1980), однако до сих пор существует много неясностей как при оценке величины продуктивности разных слоев сообщества, так и в подходах к их выделению.

В данной работе анализируются изменения продукции сообщества при варьировании его ярусного строения и рассматриваются некоторые критерии продукционной деятельности яруса и слоя; сделана попытка сформулировать критерии выделения вертикальных горизонтов в сообществе.

Основной единицей вертикальной структуры являются ярусы, которые выделяются по биоморфе, но это не только морфологическое подразделение, но и экологическое и фитоценотическое, поскольку ярусность сообщества позволяет ему более полно и равномерно использовать внешнюю среду. Ярусы — перекрывающиеся элементы, а биогеогоризонты — взаимоисключающие (Мазинг, 1973). Понятие биогеоценотического горизонта как вертикально обособленной и далее по вертикали нерасчленимой части биогеоценоза ввел Ю. П. Бяллович (1960). За основу членения он взял ярусное сложение и в каждом ярусе выделил слои с разной активностью фотосинтеза.

Однако выделение биогеогоризонтов непросто даже в пределах кроны одного дерева из-за отсутствия четких критериев, поскольку большинство признаков меняется постепенно. Здесь существенную роль играет мера членения — при уменьшении протяженности слоев различия сглаживаются, при укрупнении возрастают. Деление кроны, как правило, производится достаточно произвольно, крона дерева первого яруса обычно делится на 3 части. Большая условность выделения вертикальных слоев не дает возможности рассматривать их как биогеогоризонты.

Часть исследователей выделяют эти горизонты на основе предварительного членения на метровые слои (Дылис, Носова, 1977; Уткин и др., 1980), однако при этом утрачивается возможность изучения морфологии особи (формы кроны, особенностей размещения ветвей, корреляционных связей между органами).

А. И. Уткин и Н. В. Дылис (1966) предложили выделять горизонты только в ярусе эдификатора — активного и пассивного баланса, кроново-стволовой и стволовой. Однако позднейшие исследования не смогли обосновать наличия слоев с активным и пассивным балансом. Пространства, заполненные фитомассой нижних ярусов, ряд исследователей (Уткин, Дылис, 1966) рассматривают как слои в пределах биогеогоризонта, поскольку кроны нижних ярусов не имеют четкой дифференциации по слоям. В настоящее время широко используется выделение вертикальных слоев только по главному ярусу, т. е. по древостою.

В качестве объектов исследования взяты сообщества с разным ярусным строением — сосняк с липой разнотравный и липняк волосистоосоковый: в первом сообществе двухъярусный древостой со сложной мозаикой пологов, во-втором — одноярусный древостой с двумя пологами липы. Сообщества приурочены к одинаковым лесорастительным условиям, расположены на территории Серебряноборского опытного лесничества (Одинцовский р-н Московской обл.) и характеризуются разной долей участия сосны и липы и разной степенью сложности структуры древостоя. Подробное описание типов леса дал Л. П. Рысин (1974), характеристика древостоев приведена в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Характеристика пробных площадей

Тип леса	Состав	Порода	Возраст, лет	Средняя высота, м	Средний диаметр, см	Число экземпляров на 1 га	Σ площадей сечений, м^2
Сосняк с липой разнотравный	I 4С6Л	Сосна	110—190	30	52	112	21.2
		Липа	90—110	23	27	370	21.3
	II 10Л	»	70	18	20	30	0.94
Липняк волосистоосоковый	I 10Л	»	70—90	18	24	490	22.4
	II 10Л	»	30—40	12	6.0	700	1.7

Методика исследования

Фитомассу древостоя и ее годичную продукцию определяли на основе анализа модельных деревьев. Было взято 6 моделей сосны и 15 моделей липы по ступеням толщины. Анализ и обработка моделей проведены по общепринятой методике (Уткин, Дылис, 1966; Смирнов, 1971) с некоторыми дополнениями, в частности на моделях промеряли все ветки 1-го, 2-го и частично 3-го порядков (ствол рассматривается как система нулевого порядка). Чтобы избежать поломки ветвей, последние перед валкой срезали на расстоянии 10—15 см от ствола. У веток, отходящих от ствола, определяли угол наклона, длину и диаметр d основания ветки, высоту ее прикрепления к стволу, начало ветвления веток 2-го порядка и начало облиствения. У веток 2-го и 3-го порядков определяли длину и диаметр основания. Объем и поверхность веток рассчитывали по формуле усеченного конуса, у ряда веток определяли вес.

С каждой ветки 1-го порядка со всеми отходящими от нее ветвями обрывали листву и обламывали все незамеренные ветки (обычно с $d < 2$—3 см) и затем в лаборатории определяли вес всех фракций. Эту навеску разбирали целиком или частично (от $^1/_2$ до $^1/_{10}$ в зависимости от ее общего веса).

У сосны хвою разбирали по годам (1-й, 2-й и старше) и определяли ее воздушно-сухой вес, вес одной хвоинки и ее среднюю длину на ветке. Для определения веса хвоинки брали среднюю пробу по 5 г влажной хвои каждого года и промеряли длины 50 пар хвоинок. Толщину хвои определяли под микроскопом, поверхность S рассчитывали по формуле (Tiren, 1927), объем хвои определяли по формуле $V=0.3\times S\times b$, где b — толщина хвои.

У липы определяли воздушно-сухой вес листвы на каждой ветке, ее площадь рассчитывали методом высечек — по 40 см^2, в 5-кратной повторности, объем листа — по зависимости $V=Sr$, где r — толщина листа (последняя — по данным Цельникер, 1978). Навеску ветвей, плодов, ауксибластов[1] разбирали по фракциям, определяли воздушно-сухой вес каждой фракции. Кроме того, ветки и ауксибласты разбирали по группам, в каждой из которых определяли средний диаметр и длину побегов, общее их число в группе и суммарный вес. На основе полученных данных рассчитывали объем и поверхность ауксибластов и ветвей по формуле цилиндра. Этот метод показал хорошие результаты при расчете объема ветвей (расчетная плотность близка к экспериментальной); у ауксибластов величина ошибки больше (по-видимому, за счет отклонения последних от формы цилиндра).

---

[1] Ауксибласт — годичный побег, развившийся из почки в течение одного вегетационного периода (Федоров и др., 1962).

Определение объема и поверхности ствола проводили по общепринятой методике по 2-метровым секциям. Годичную продукцию древесины рассчитывали как средний периодический прирост за последние 10 лет. Прирост ветвей определяли по методике Уткина (1975).

Для определения фитомассы подлеска в каждом изучаемом сообществе закладывали по 2—3 трансекты общей площадью 50—75 м^2, на которых срезали все особи подлеска и подроста. Среди срезанных особей отбирали экземпляры высотой менее 1 м, которые разбирали на сходные по высотам группы, определяли численность в каждой группе, со всех особей обрывали листву, а модельную особь тщательно промеряли. Все особи более 1 м промеряли отдельно, и у каждой обрывали листву. У каждого экземпляра замеряли высоту, диаметры корневой шейки на высоте 1.3 м и всех ветвей — для расчета объема и поверхности особи. Модельные особи или части стволов брали в лабораторию и взвешивали. Расчетная плотность оказалась близка к экспериментальной, влажный и сухой вес определяли в лаборатории: площадь листвы методом высечек, объем и площадь ветвей и ствола — взвешиванием и расчетным путем.

Фитомассу травяно-кустарничкового яруса определяли методом укосов — в каждом сообществе закладывали по 50 площадок размером по 0.25 м^2. Укосы разбирали по видам, определяли фитомассу стеблей и листьев, площадь последних определяли методом высечек.

При расчленении сообщества на вертикальные горизонты за основу взяты кроновые пространства каждого яруса или полога, которые делили на три слоя с учетом угла наклона ветвей (после предварительного изучения структуры кроны).

В качестве критериев разделения слоев использованы удельные величины фитомассы и годичной продукции, т. е. плотность заполнения ими слоя метровой толщины, изменение соотношений разных фракций фитомассы в слое, величина контактности ($K=S/V$, т. е. доля поверхности к объему фитомассы) и величина относительного прироста.

Основные характеристики продуктивности сообщества

Надземная фитомасса сообщества — P, V, S.

Фитомасса слоя — P_1, V_1, S_1.

Фитомасса кроновых частей в слое — $P_2=P_1-P_{\text{ствола}}$, $V_2=V_1-V_{\text{ствола}}$, $S_2=S_1-S_{\text{ствола}}$.

Удельная фитомасса слоя p_1 равна фитомассе слоя P_1, деленной на его высоту — $p_1=P_1/h_{\text{слоя}}$, $v_1=V_1/h_{\text{слоя}}$, $s_1=S_1/h_{\text{слоя}}$.

Удельная фитомасса кроновых частей слоя — $p_2=P_2/h_{\text{слоя}}$, $v_2=V_2/h_{\text{слоя}}$, $s_2=S_2/h_{\text{слоя}}$.

Годичная продукция сообщества — ΔP, ΔV, ΔS.

Годичная продукция слоя — ΔP_1, ΔV_1, ΔS_1.

Годичная продукция кроновых частей в слое — ΔP_2, ΔV_2, ΔS_2; $\Delta P_2=\Delta P-\Delta P_{\text{ствола}}$.

Удельная годичная продукция слоя Δp_1 равна годичной продукции слоя ΔP_1, деленной на его высоту, — $\Delta p_1=\Delta P_1/h_{\text{слоя}}$.

Удельная годичная продукция кроновых частей в слое — $\Delta p_2=\Delta P_2/h_{\text{слоя}}$; $\Delta v_2=\Delta V_2/h_{\text{слоя}}$; $\Delta s_2=\Delta S_2/h_{\text{слоя}}$.

P, P_1, P_2 измеряются в кг/га; V, V_1, V_2 — в м^3/га; S, S_1, S_2 — в м^2/га; p_1, p_2 — в кг/га · м; v_1, v_2 — в м^3/га · м; s_1, s_2 — в м^2/га · м; ΔP, ΔP_1, ΔP_2 — в кг/га · год; ΔV, ΔV_1, ΔV_2 — в м^3/га · год; ΔS, ΔS_1, ΔS_2 — в м^2/га · год; Δp_1, Δp_2 — в кг/га · м · год; Δv_1, Δv_2 — в м^3/га · м · год, Δs_1, Δs_2 — в м^2/га · м · год.

Относительный прирост фитомассы $^0/_0\,\Delta p_1$ равен отношению прироста слоя ΔP_1 к фитомассе слоя P_1 — $^0/_0\,\Delta p_1 = \Delta P_1/P_1 \cdot 100^0/_0$; $^0/_0\,\Delta v_1 = \Delta V_1/V_1 \cdot 100^0/_0$; $\Delta s_1 = \Delta S_1/S_1 \cdot 100^0/_0$.

Относительный прирост кроновых частей в слое $\%\,\Delta p_2$ равен отношению кроны слоя ΔP_2 к фитомассе кроны в слое P_2 — $\%\ \Delta p_2 = \Delta P_2/P_2 \cdot 100^0/_0$; $^0/_0\,\Delta v_2 = \Delta V_2/V_2 \cdot 100^0/_0$; $^0/_0\,\Delta s_2 = \Delta S_2/S_2 \cdot 100^0/_0$.

Величина контактности K равна отношению всей поверхности фитомассы особи к ее объему — $K = S/V$ (м^2/м^3).

Величина контактности слоя фитомасс K_1 равна отношению поверхности фитомассы слоя к их объему — $K_1 = S_1/V_1$.

Величина контактности кроновых частей слоя K_2 равна отношению поверхности фитомассы крон к их объему — $K_2 = S_2/V_2 = (S_{\text{вет}} + S_{\text{листвы}})/(V_{\text{вет}} + V_{\text{листвы}})$.

Особенности вертикальной структуры изученных сообществ

В липняке волосистоосоковом первый ярус образован липой 14—18 м высоты с высоко поднятой кроной, второй — липами высотой 11—13 м с низко опущенными кронами (1.5—2 м). Из-за разной высоты отхождения веток нет существенной разницы в протяженности кронового пространства у разных пологов: средняя длина кроны 7—12 м (табл. 2).

Характерной чертой липняка является выравненность распределения фитомассы по вертикальному профилю. Плотность фитомассы метрового слоя p_1 до высоты 14 м составляет 5—6 тыс. кг/га·м; правда, с высотой меняется соотношение фракций — уменьшается фитомасса ствола, возрастает доля ветвей и листвы (табл. 2). Снижение p_1 до 1.5 тыс. кг/га·м наблюдается только в верхнем слое сообщества. Годичная продукция древостоя варьирует более сильно в нижних шести метрах: $\Delta p_1 = 150$ (преобладает прирост стволов), выше — 250—400 кг/га·м·год.

Малое варьирование фитомассы по вертикали затрудняет выделение горизонтов в липняке. Основными критериями могут служить величина фитомассы в слое, а также фракционный состав фитомассы и величины поверхности последней. На основе различий в величинах p_1, p_2, Δp_1 и Δp_2 в липняке можно выделить четыре слоя: 0—6, 6—10, 10—14 и 14—18 м, а использование критериев K и $\%\,\Delta p$ позволяет сократить их число до трех:

1. Верхний кроновый горизонт лип (14—18 м) образован верхними частями крон первого яруса с высоким процентом листвы, ауксибластов и генеративных органов; удельная фитомасса p_1 — 1300 кг/га·м, годичная продукция — 213 кг/га·м·год, т. е. около 16% от фитомассы слоя.

2. Средний кроновый горизонт лип (6—14 м) образован средними частями крон первого полога и кронами нижнего с максимальными фитомассой и поверхностью P_1, P_2, S_2; к этому слою приурочена основная часть ветвей; величина контактности и относительного прироста несколько ниже, чем в предыдущем горизонте.

3. Нижний кроновый горизонт лип (0—6 м) весьма неоднороден по своей структуре, образован кронами нижнего полога, в фитомассе преобладают стволы лип первого полога; кроновое пространство этого горизонта невелико, но интенсивность продукционной деятельности достаточно высока (K_2 — 2 тыс. м^2/м^3, $\%\,\Delta p_2 \sim 20\%$); к этому же горизонту приурочен подрост липы, он не образует большой фитомассы в сообществе, но имеет высокий темп прироста.

Доля нижних пологов в общей фитомассе сообщества невелика, они более однородны по структуре, но интенсивность продукционной деятельности выше, чем в верхнем ярусе. Если у лип первого яруса K_2 колеблется в пределах 1—2 тыс., то у особей второго яруса — 2—3 тыс., у подроста — свыше 4 тыс. м^2/м^3, соответственно выше величина $\%\,\Delta p_2$.

В кроновом пространстве лип нижнего яруса, несмотря на бóльшую однородность слоев, отмечаются те же закономерности, что и в верхнем ярусе — снизу вверх возрастает величина контактности и относительного прироста.

Еще больше интенсивности продукционной деятельности у травяно-кустарничкового яруса, где при фитомассе в 500 кг/га ее поверхность достигает

ТАБЛИЦА 2

Вертикальное распределение удельной фитомассы и удельной годичной продукции в древесном ярусе

Высота слоя, м	Прирост кроны			Общий прирост			Фитомасса кроны			Общая фитомасса			K_1	K_2	$\%\Delta p_1 = \Delta P_1/P_1$	$\%\Delta p_2 = \Delta P_2/P_2$
	Δp_2	Δv_2	Δs_2	Δp_1	Δv_1	Δs_1	p_2	v_2	s_2	p_1	v_1	s_1	S_1/V_1	S_2/V_2		
Сосняк с липой разнотравный																
0—4	—	—	—	243.1	0.49	3.5	—	—	—	18860	38.72	467	12	—	1.3	—
4—6	—	—	—	218.4	0.44	5.0	—	—	—	16890	34.44	444	13	—	1.3	—
6—9	53.0	0.18	1290	286.4	0.64	1294	1097	1.9	1733	16860	34.35	2164	62	912	1.7	4.8
9—14	210.7	0.66	4661	428.2	1.09	4662	3409	5.53	5389	16439	33.07	575	174	974	2.6	6.2
14—17	434.0	1.04	8045	596.5	1.36	8048	5011.6	10.20	9596	15667	32.48	9904	305	940	3.8	8.7
17—22	423.1	1.39	5884	549.4	1.66	5889	4663.6	10.24	6123	9972	21.72	7794	350	598	5.5	9.1
22—26	252.8	0.90	2685	287.9	0.97	2940	1813.2	4.97	5946	3059	7.76	6044	778	1196	9.4	13.9
26—30	117.0	0.47	1138	120.6	0.35	1138	731.4	2.22	2722	1283	3.49	2746	787	1226	9.4	16.0
30—31	46.4	0.17	431	47.6	0.20	432	898.4	1.08	1090	558	1.44	1095	760	1009	8.5	11.6
Σфитомасса 0—31 м	6158.5	19.56	96464	10627.7	28.85	97556	69265.7	145.0	127312	356786.0	744.64	142958	—	—	—	—
Липняк волосистоосоковый																
0—4	16.5	0.06	348	125.1	0.27	397	84.7	0.20	359	607	12.27	693	57	1795	2.1	20.0
4—6	44.6	0.14	369	144.7	0.34	1015	180.0	0.15	396	593	11.92	1082	113	2740	2.4	24.0
6—10	174.0	0.39	2661	263.1	0.55	2679	1399	2.47	3116	5572	11.44	3356	297	1262	5.0	12.4
10—14	310.3	0.73	5968	378.7	0.87	5989	2522	6.44	6320	4782	11.02	6500	590	1046	7.9	12.3
14—18	201.5	0.41	3103	212.8	0.44	3105	1113	2.51	3457	1342	3.28	3488	1132	1377	15.9	18.0
Σфитомасса 0—18 м	2343.0	5.40	50442	3653.0	7.92	50713	23261.2	46.78	55490	85379.6	175.89	59978.8	—	—	—	—

Примечание. Единицы измерения: p — кг/га · м, v — м³/га · м, s — м²/га · м, Δp — кг/га · м · год, ΔS — м²/га · м · год, ΔV — м³/га · м · год.

ТАБЛИЦА 3

Фитомасса травяно-кустарничкового яруса

Объект	Фитомасса			K_1	% Δp_1
	P, кг	V, м³	S, м²		
Сосняк с липой разнотравный	520	2.7	16100	6036	86.0
Липняк волосистоосоковый	500	1.5	10000	6700	70.0

10 тыс. м², а величины контактности — свыше 6 тыс. м²/м³; относительный прирост превышает 70% (табл. 3).

Более сложная вертикальная структура присуща сосняку с липой разнотравному. Этот тип леса характеризуется высокой продуктивностью: фитомасса древесного яруса составляет 361, годичная продукция — 11.22 т/га·год. Липа и сосна являются соэдификаторами, но липа, составляя 60% фитомассы, дает $^3/_4$ годичной продукции.

Характерная черта сообщества — равномерное заполнение фитомассой сосны и липы нижних 17 м — p_1 равна 16—17 тыс., причем на долю липы приходится около 10 тыс., на долю сосны (фракция стволов) — 6—7 тыс. кг/га·м. В этих слоях плотность фитомассы на метровый слой у липы мало меняется, однако сильно варьирует соотношение фракций — снизу вверх возрастает доля ветвей и листвы и уменьшается стволов, у сосны пространство 0—17 м занято стволами и сухими ветвями.

В древостое четко выделяются два яруса — сосны и липы. Кроны сосны занимают пространство от 17 до 31 м, снизу вверх последовательно снижается фитомасса ветвей и листвы с 1.6 тыс. до 400 кг/га·м, однако границы между горизонтами нечеткие. Максимальная поверхность фитомассы сосны отмечена в слое 22—26 м.

Верхний кроновый горизонт сосны (22—31 м) интенсивно продуцирует органическое вещество — здесь большая поверхность фитомассы кроны, высокие величины $K_2 \sim 1000$ и относительного прироста (% $\Delta p_2 \sim 10\%$). Годичная продукция варьирует в пределах 120—160 кг/га·м·год, параллельно с ней изменяются вес и поверхность хвои, здесь наибольший процент генеративных органов.

В нижнем кроновом горизонте сосны (17—22 м), несмотря на низкие величины контактности, относительного прироста, величина годичной продукции (Δp_2 — 114 кг·га·м·год) близка к Δp_2 вышележащего горизонта. Это следствие того, что большая величина фитомассы этого горизонта компенсирует низкую величину относительного прироста.

Второй ярус образован липами, кроны которых занимают пространство от 6 до 27 м. Преобладают липы высотой 22—27 м с высоко поднятой кроной, наибольшее p_1 отмечено на высоте 14—22 м — 13—15 тыс. кг/га·м, здесь же высокая годичная продукция (Δp_1 — 400—500 кг/га·м·год).

Верхний кроновый горизонт липы (22—27 м) интенсивно продуцирует органическое вещество, хотя фитомасса этого слоя в 8 раз меньше, чем нижележащего, прирост уменьшается только в 3 раза — это находит отражение в высоких величинах относительного прироста (26%) и величине контактности (~2000). В этом горизонте наибольшая доля листвы и ауксибластов и наименьшая — ствола.

Средний кроновый горизонт липы (14—22 м) имеет наибольшую фитомассу ($p_2 \sim$ 3—5 тыс. кг/га·м, s_2 — 5—10 тыс. м²/га·м), Δp_2 колеблется от 200 до 400 кг/га·м·год, величины контактности и относительного прироста достаточно высоки. К этому горизонту приурочена наибольшая фитомасса листвы и ауксибластов.

Нижний кроновый горизонт липы (9—14 м) образован нижними частями крон, здесь мала плотность фитомассы на метровый слой, низка величина контактности и % Δp_2 — соответственно этот горизонт производит малое количество органического вещества (Δp_2 — 50 кг/га·м·год).

Горизонт подлеска (0—6 м) сопоставим с вышележащими горизонтами по темпу прироста органического вещества, что отражают высокая величина поверхности крон (~2 тыс. м^2), годичная продукция (640 кг/га·год) и большие значения контактности и относительного прироста.

Еще больше интенсивность продукционной деятельности у травяно-кустарничкового яруса, где при фитомассе в 520 кг/га ее поверхность достигает 16 тыс. м/га, величина контактности свыше 6 тыс. м^2/м^3, а относительный прирост больше 70%.

Таким образом, оба эти яруса (подлесок и травостой), образуя небольшую часть фитомассы (меньше 10%), интенсивно продуцируют органическое вещество, если сравнивать слои одинаковой протяженности.

Анализ сообществ со сложной вертикальной структурой, где произрастают породы, резко различающиеся по экологии (например, липа и сосна), приводит к выводу, что выделение общих горизонтов для этих пород представляет весьма формальную операцию; более обоснован раздельный анализ кроновых пространств для каждой согосподствующей породы. К сходным выводам для смешанных елово-мелколиственных древостоев пришли Уткин и др. (1980).

Обсуждение и основные выводы

В верхних частях кроны изменение структуры в первую очередь сводится к увеличению поверхности фитомассы для более полного усвоения света. Степень этого преобразования отражают величины контактности и относительного прироста, которые можно рассматривать как показатели интенсивности продукционных процессов. Возрастание последних — свидетельство того, что единица фитомассы производит больше органического вещества (мы не касаемся внутренних механизмов этих преобразований). Основная черта этих показателей — их относительность, не связанная ни с числом особей, ни с размерами, что отражает особенности формы органов, слагающих слои.

Поэтому, как правило, не совпадают горизонты, где закрепляется наибольшая годичная продукция, и горизонты, продуцирующие ее наиболее энергично. Максимальный прирост дают слои, где наибольшая фитомасса кроновых частей, а не те слои, где выше темп ее прироста. Это легко проиллюстрировать примером.

Фитомасса кроновых частей 2500 кг/га при относительном приросте 8% образует годичную продукцию в 310 кг/га·год, а при P_2=180 кг/га и относительном приросте 24% — 145 кг/га·год. Естественно, когда величины фитомассы кроновых частей близки, то чем выше $\% \Delta p_2$, тем больше будет величина прироста. Так, у сосен средняя и нижняя части кроны по размерам фитомассы близки (с некоторым превышением в средней части кроны), но в средней части относительный прирост выше, чем в нижней, — этому соответствует несколько большая величина ΔP_2. В верхней части кроны фитомасса уменьшается, и хотя относительный прирост здесь выше, ΔP_2 здесь ниже. Аналогичные закономерности наблюдаются у липы.

Несовпадение горизонтов с максимальной годичной продукцией $\Delta P_{\max}$ и наиболее интенсивно продуцирующих $\% \Delta P_{\max}$ в кроне дерева крайне важно при переходе к проблеме выделения ярусов. От того, что мы примем более значимым — интенсивность продукционных процессов или объем годичной продукции горизонта, зависит, следует ли рассматривать нижние ярусы как самостоятельные горизонты.

Если рассматривать горизонты как слои, создающие основную часть продукции, то можно ограничиться только верхним ярусом древостоя. Если оценивать горизонт по интенсивности продукционной деятельности, основными характеристиками которой являются величина контактности и относительного прироста, то необходимо выделять кроновые пространства нижних пологов древостоя, подлеска и травяно-кустарничкового яруса, поскольку чем ближе к поверхности почвы расположены кроны растений, тем больший прирост производит единица фитомассы.

Нам представляется более обоснованным выделять горизонты на основе кроновых пространств, т. е. с учетом в первую очередь ярусной структуры.

Как показано выше, кроновые пространства всех ярусов являются областями высоких величин контактности и относительного прироста и они морфологически четко вычленяются. Критерии их выделения те же, что при расчленении пологов, — слой крон приблизительно одинаковой высоты.

Более дробное деление кроновых слоев можно проводить на основе величин $\% \Delta p_2$, K_2. Разумность подобного членения должна определяться в первую очередь толщиной рассматриваемого горизонта. Следует иметь в виду, что размеры кронового пространства уменьшаются от верхних к нижним ярусам, но интенсивность продукционной деятельности не снижается, даже наоборот, в нижних ярусах она выше.

Второй подход — анализ вертикальной структуры только высокопродуцирующих горизонтов, в лесном сообществе это верхний древесный ярус, создающий основную часть P и ΔP. Подобный принцип, как упоминалось выше, широко используется в настоящее время.

Важнейшая черта рассматриваемых сообществ — равномерность распределения фитомассы в пределах нижних 10—15 м. Правда, удельная фитомасса варьирует от сообщества к сообществу (от 5 тыс. в липняке до 16 тыс. кг/га·м в сосняке с липой), но вертикальные колебания этих величин невелики. Это результат аккумуляции основной части органического вещества (в весовых или объемных единицах) в нижней части сообщества в виде стволовой древесины. Заполнение объема сообщества кроновыми частями более неравномерно — от 1.5 до 6 тыс. $м^2$/га·м в липняке и от 3.5 до 10 тыс. в сосняке с липой.

Достаточно равномерно по вертикальному профилю распределяется годичная продукция ΔP_1, ее стабильность обусловлена комплексом причин. Важнейший фактор — изменение структуры особей подлеска и травяно-кустарничкового яруса, что позволяет последним образовывать Δp, сопоставимую с продукцией древесного яруса (на однометровые слои). В нижних ярусах преимущественное развитие получают кроновые части, т. е. при нехватке питательных веществ основная масса прироста направляется на обеспечение деятельности фотосинтезирующего аппарата. Это связано в первую очередь со стремлением живого вещества к заполнению свободного пространства, к тому, чтобы в каждой экологической нише производилось максимально возможное количество органического вещества.

Величину удельной фитомассы в нижней части профиля можно рассматривать как характеристику густоты заполнения фитомассы по вертикали, например в сосняке с липой эта величина в 2 раза выше, чем в липняке, и может служить мерой возможной густоты заполнения фитомассой всех сообществ этой серии. В исследованных сообществах нижние слои заполняются либо лиственными породами, либо подлеском. Отсутствие нижних ярусов — свидетельство или несформированности биогеоценоза или наличия ограничений по свету или питанию.

Проведенный анализ вертикальной структуры показывает, что ярусы, интенсивнее продуцирующие, не идентичны ярусам, образующим максимальную фитомассу. Пространственное разделение горизонтов на «максимально продуктивные» $\Delta P_{\max}$ и наиболее интенсивно продуцирующие $\% \Delta P_{\max}$ отмечали в пределах кроны одного дерева, но в этом случае слои четко не разграничены и иногда совпадают. Кроме того, из-за оттока части органического вещества в стволы нельзя точно определить величину прироста каждого слоя, а следовательно, и сопоставить эти горизонты по величине ΔP.

В сообществе подобное пространственное разделение осуществляется в ярусах, поскольку высокая продукционная деятельность свойственна нижним ярусам, а создание основной части фитомассы осуществляется верхними. Основное различие между ними заключается в разной интенсивности аккумуляции фитомассы во времени.

Ярусы, создающие наибольшую годичную продукцию, имеют бо́льшую фитомассу, которая тем выше, чем больше аккумулированный прирост и чем старше особи. В древостое высоки доля аккумулированного вещества и длительность его жизни, соответственно высока и фитомасса особи. У особей нижнего яруса доля аккумулированного вещества невелика, отсюда нарастание фитомассы ничтожно и ΔP этого яруса мало, в то время как величина относительного прироста высока. Это приводит к существенной разнице в фитомассе и годичной продукции между верхними и нижними ярусами, несмотря на близость удельных характеристик.

Таким образом, фитомасса и годичная продукция яруса и удельные фитомасса и годичная продукция характеризуют разные стороны продукционной деятельности. Первые отражают общие размеры органического вещества, создаваемого ярусом, поэтому связаны с величиной аккумулированного вещества, т. е. с размерами и высотой особей. Удельная фитомасса и годичная продукция определяют плотность фитомассы и величину прироста в слое.

Создание первичной продукции в сообществе следует оценивать двумя группами параметров — относительных и абсолютных. Относительные величины не связаны ни с размерами особей, ни с их числом — их можно рассматривать как показатели интенсивности продукционной деятельности — это величина контактности и относительный прирост.

Абсолютные величины (общая и удельная фитомасса, годичная и удельная годичная продукция) зависят в первую очередь от численности особей и их размеров (величины аккумулированного вещества), они определяют мощность продукционного процесса. Продукционный процесс в сообществе характеризуется интенсивностью образования фитомассы (о ней можно судить по величине относительного прироста) и мощностью (по объему фитомассы, вовлекаемой в продукционную деятельность).

ЛИТЕРАТУРА

Бяллович Ю. П. (1960). Биогеоценотические горизонты. Тр. МОИП, отд. биол., 3. — Дылис Н. В., Носова Л. М. (1977). Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М., Наука. — Корчагин А. А. (1976). Строение растительных сообществ. Полевая геоботаника, 5. Л., Наука. — Мазинг В. В. (1973). Что такое структура биогеоценоза. Проблемы биогеоценологии. М., Наука. — Рысин Л. П. (1974). Типы леса Серебряноборского опытного лесничества. В кн.: Природа Серебряноборского лесничества в биогеоценотическом отношении. М., Наука. — Смирнов В. В. (1971). Органическая масса в некоторых лесных фитоценозах европейской части СССР. М., Наука. — Тамм Ю. А., Росс В. А. (1980). Закономерности распределения надземной фитомассы в насаждениях Эстонской ССР. Лесоведение, 1. — Уткин А. И. (1975). Биологическая продуктивность лесов. Сер. Итоги науки и техники. Лесоведение и лесоводство, 1. — Уткин А. И., Дылис Н. В. (1966). Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных биогеоценозах. Бюл. МОИП, отд. биол., 71, 6. — Уткин А. И., Дылис Н. В., Солнцева О. Н. (1980). Первичная продуктивность и вертикальная биогеоценотическая структура 83-летнего березняка волосистоосокового. Бюл. МОИП, отд. биол., 85, 3. — Федоров А. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. (1962). Атлас по описательной морфологии высших растений. М.; Л., Изд. АН СССР. — Цельникер Ю. Л. (1978). Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., Наука. — Oszlanyi L. (1977). Vertical distribution of the above ground biomass in the production space of the oak-hornbean ecosystem. Biol. Prace, 23, 1. — Tiren L. (1927). Über die grosse der Nadelflache einiger Kieferbestande. Medd. Statens Skogssfors, 23, 5.

Лаборатория лесоведения АН СССР,
Московская обл., с. Успенское.

Получено 19 VIII 1981.

SUMMARY

Criteria of establishing biohorizons are considered. We think it more substantiated to establish them on the basis of crown zones, i. e. considering the layer structure. Creation of primary production is to be evaluated by two groups of parameters: 1) relative — the amount of contact potential and relative increment, that characterise the intensity of phytomass formation, and 2) absolute — phytomass and year's production, which characterise the capacity of the production process.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.3 : 582.761.2

Т. Н. Наумова, М. Т. М. Виллемсе

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ АСПЕКТЫ НУЦЕЛЛЯРНОЙ ПОЛИЭМБРИОНИИ У *SARCOCOCCA HUMILIS* (*BUXACEAE*). НУЦЕЛЛУС И ИНИЦИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ НУЦЕЛЛЯРНЫХ ПРОЭМБРИО

T. N. NAUMOVA, M. T. M. WILLEMSE. ULTRASTRUCTURAL ASPECTS OF NUCELLAR POLYEMBRYONY IN *SARCOCOCCA HUMILIS* (*BUXACEAE*). NUCELLUS AND INITIAL CELLS OF NUCELLAR PROEMBRYOS

Изучена ультраструктура крассинуцеллятной семяпочки *Sarcococca humilis*, характеризующегося нуцеллярной полиэмбрионией. Описаны клетки микропилярной и латеральной зон нуцеллуса, а также эпидермальные клетки нуцеллуса и внутреннего интегумента. Большинство клеток микропилярной зоны нуцеллуса дает начало нуцеллярным проэмбрио и являются, таким образом, инициальными. При сопоставлении ультраструктурных характеристик исследованных типов клеток и литературных данных выявлены наиболее характерные черты инициальных клеток нуцеллярных проэмбрио, свидетельствующие о том, что они обладают признаками высокой метаболической активности. Общая структура семяпочки исследованного вида отличается от семяпочек видов с нормальным половым процессом лишь повышенной активностью клеток микропилярной зоны нуцеллуса.

Нуцеллярная и интегументальная полиэмбриония широко распространены в природе. Данные, касающиеся эмбриологического развития видов, характеризующихся этой формой апомиксиса, обсуждались ранее (Наумова, Яковлев, 1972; Naumova, 1981, и др.). Однако до сих пор осталась совершенно не изученной ультраструктура клеток нуцеллуса или интегумента, способных давать нуцеллярные и интегументальные проэмбрио. Познание же закономерностей дифференциации, позволяющей отдельным соматическим клеткам переходить на репродуктивный путь развития, является одной из основных проблем биологии.

Нуцеллярную полиэмбрионию в роде *Sarcococca* изучали Orr (1923) и Wiger (1935). Позднее эмбриологическое исследование *S. humilis* и *S. hookeriana* было проведено нами (Наумова, 1979, 1980). Обнаружено, что семяпочки в роде *Sarcococca* крассинуцеллятные, содержат два интегумента. Внутренний интегумент в микропилярной области состоит из двух слоев клеток. Археспориальных клеток несколько, при их делении формируются материнские клетки мегаспор и париетальные клетки, последние неоднократно делятся и образуют хорошо развитую париетальную ткань. Деление этих клеток прекращается после образования сформированного зародышевого мешка, который развивается по Polygonum-типу. Фертильные пыльцевые зерна у исследованных видов не обнаружены. Для представителей рода *Sarcococca* характерна резкая асинхронность в развитии мужских и женских репродуктивных структур: ко времени цветения семяпочки лишь начинают дифференцироваться, зрелые зародышевые мешки образуются спустя 2.5—3 месяца. Следствием отмеченных нарушений являются отсутствие процесса двойного оплодотворения и дегенерация клеток яйцевого аппарата. Эндосперм имеет апомиктическую природу. Нуцеллярные проэмбрио появляются через 3.5—4 месяца после цветения. Возникают они из клеток микропилярной зоны нуцеллуса. Одновременно начинает развиваться множество зародышей, но в дальнейшем выживают лишь некоторые из них. 70—80% зрелых семян полиэмбриональны, они содержат от

2 до 5 нуцеллярных зародышей, наиболее крупные из которых нормально дифференцированы и при прорастании могут давать новое растение.

В настоящей работе обсуждаются вопросы ультраструктуры семяпочки *Sarcococca humilis* Hort., особое внимание уделяется инициальным клеткам нуцеллярных проэмбрио.

Материал и методика

Семяпочки *S. humilis* собирали через 3—4 месяца после цветения, фиксацию проводили в течение июня и июля в 1979 и 1981 гг. в Никитском ботаническом саду (Ялта). *S. humilis* интродуцирован в этот сад более 100 лет назад, в настоящее время этот вид образует целые заросли, растения обильно плодоносят и дают множество семян. Перед фиксацией семяпочки извлекали из завязей и фиксировали в 3.5%-м растворе глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере при pH 7.2 в течение 4 ч при комнатной температуре. Далее материал промывали в течение 1 ч в буферном растворе и затем дофиксировали 2%-м раствором OsO_4 на 0.1 М фосфатном буфере при pH 7.4 в холодильнике в течение 12 ч. После этого материал вновь промывали буфером, контрастировали в 2%-м растворе уранилацетата в 70° спирте, обезвоживали в серии спиртов и ацетонов и заключали в эпон. Ультратонкие срезы окрашивали в 0.5%-м растворе свинца по методике E. Reynolds (1963) в течение 10—15 мин и в 2%-м растворе уранилацетата в течение 5 мин. Срезы исследовали под электронным микроскопом Philips EM-301.

Результаты исследования

Гистология нуцеллуса. Нуцеллус семяпочек, взятых для исследования, состоит из множества клеток, различающихся морфологически. Центральная часть семяпочки занята зародышевым мешком, у которого уже дегенерировали клетки яйцевого аппарата и антиподы, центральная клетка содержит клеточный эндосперм (рис. 1, *А—Е*). Светооптические исследования показали, что клетки микропилярной зоны нуцеллуса на этой стадии развития морфологически сходны между собой. Они не очень крупные по размерам, не интенсивно вакуолизированные, с ядрами неправильной формы, занимающими бо́льшую часть клетки (рис. 1, *Б*; 3, *А* — см. вклейку). Клетки латеральной зоны нуцеллуса, расположенные сбоку от зародышевого мешка, намного крупнее микропилярных. Они сильно вакуолизированы, причем вакуоль занимает всю центральную часть клетки. Цитоплазмы очень мало, она находится по периферии. Ядро вытянутое, маленькое, с одним сильно хроматизованным ядрышком. Наблюдаются некоторые морфологические различия между клетками этой зоны, которые проявляются главным образом в размерах клеток, наиболее крупные клетки располагаются вблизи зародышевого мешка, на границе с эндоспермом происходит их дегенерация (рис. 1, *А*, *В*).

Клетки эпидермы нуцеллуса некрупные, с довольно большими ядрами и обычно с одним ядрышком. Вакуолей одна или несколько, приурочены они к полюсам клетки (рис. 1, *Г*). Клетки эпидермы внутреннего интегумента удлиненные, они несколько различаются по форме и размерам. Эти клетки имеют довольно крупные ядра, одну или несколько вакуолей по периферии клетки и так же, как эпидермальные клетки нуцеллуса, не обеднены цитоплазмой (рис. 1, *Д*, *Е*). Клетки эпидермы нуцеллуса и внутреннего интегумента на данном этапе развития семяпочки активны, они способны делиться и производить себе подобные клетки. Эти клетки были изучены с целью сравнения с инициальными клетками, которые в результате митоза, которому предшествовала длительная интерфаза, дают нуцеллярные проэмбрио. Клетки же латеральной зоны нуцеллуса к этому времени уже не делятся, а лишь увеличиваются за счет растяжения, нуцеллярных проэмбрио они также не формируют.

Ультраструктура инициальных клеток нуцеллярных проэмбрио. Как уже было показано (Наумова, 1980), у *S. humilis* все клетки микропилярной зоны, возникшие как париетальные, способны дать нуцеллярные проэмбрио и являются, таким образом, инициальными проэмбриональными клетками. Ультраструктуру их исследовали незадолго

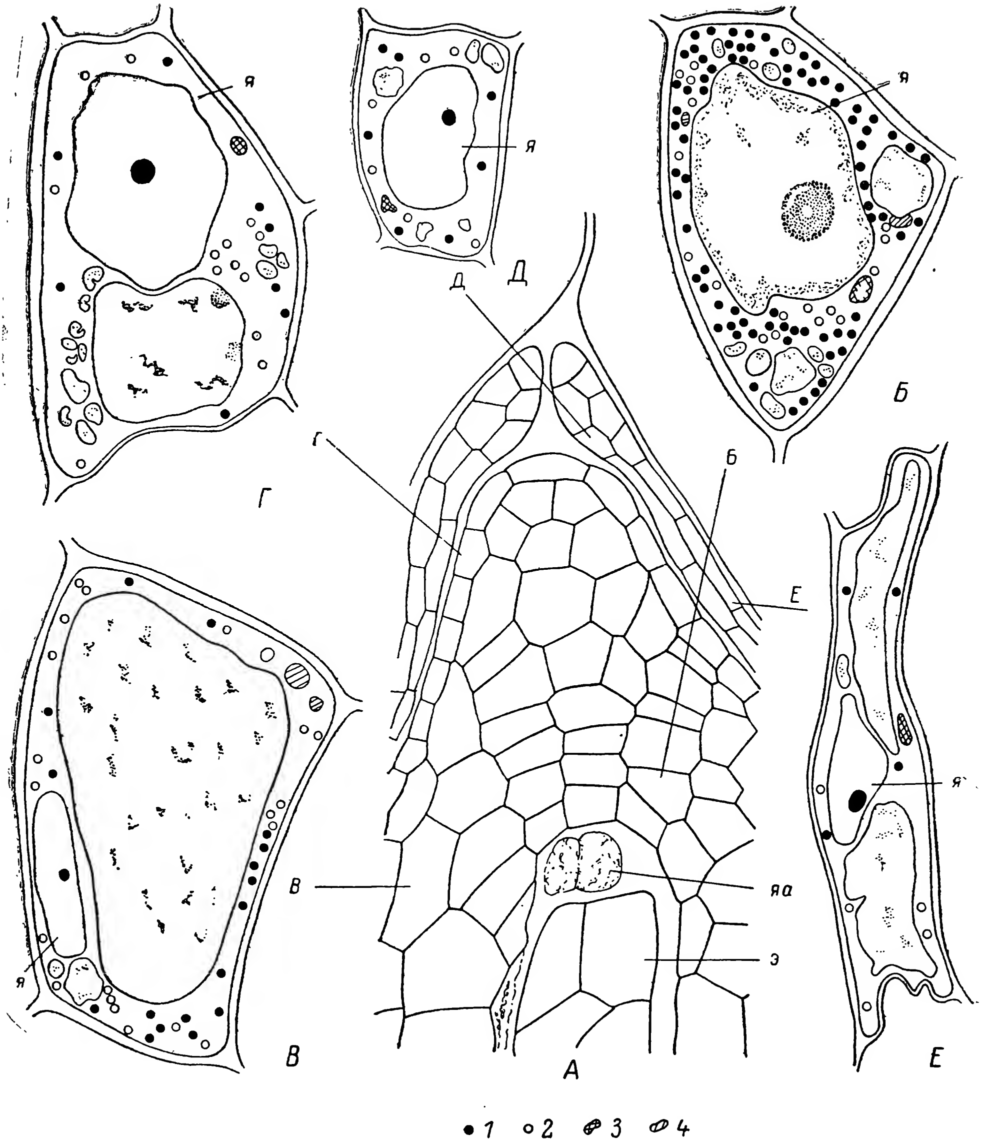


Рис. 1. Схема семяпочки *Sarcococca humilis* и составляющих ее клеток.

А — часть семяпочки с дегенерирующим яйцевым аппаратом и развивающимся клеточным эндоспермом; *Б* — инициальная клетка нуцеллярного проэмбрио в поздней интерфазе; *В* — клетка латеральной зоны нуцеллуса; *Г* — клетка эпидермы нуцеллуса; *Д*, *Е* — клетки эпидермы внутреннего интегумента. *яа* — дегенерирующий яйцевой аппарат, *э* — клеточный эндосперм, *я* — ядро; *1* — митохондрии, *2* — пластиды, *3* — липидные тела, *4* — белковые тела.

до митоза, приводящего к образованию нуцеллярных проэмбрио. Учитывая тот факт, что клетки этой зоны нуцеллуса прекратили деления задолго до исследуемого нами момента развития семяпочки и находились в интерфазном состоянии уже более месяца, можно считать, что изучаемое их состояние соответствует стадии поздней интерфазы (рис. 2; 3, *А*, *Б*). Инициальные клетки имеют очень крупное, неправильной формы лопастное ядро, часто с глубокими инвагинациями цитоплазмы вглубь его. Ядро располагается в центре клетки и занимает бóльшую ее часть (рис. 3, *Б*). Ядрышек одно или несколько, они имеют отчетливо различимые гранулярную и фибриллярную зоны, почти постоянно — одну или несколько «ядрышковых» вакуолей. Поры в ядерной оболочке отчетливо выражены и довольно многочисленны. Микротрубочки концентрируются около плазмалеммы. Полисомы и свободные рибосомы очень обильны, они равномерно распределены по всей цитоплазме. Эндоплазматический ретикулум гранулярный (ГЭР) и агранулярный (АЭР) развиты слабо и представлены отдельными цистернами (рис. 4, *А*, *Б* — см. вклейку). Мультиламеллярные тела (МЛТ) постоянно обнаруживаются в этих клетках. Вакуоли различаются по размерам, имеют электронноплотные включения и располагаются по периферии клетки. Диктиосомы продуцируют небольшое число везикул. Плазмалемма извилистая, она образует отчетливые впячивания вглубь клетки. Плазмодесм много и они присутствуют по всему периметру клетки (рис. 3, *Б*; 4, *Б*). Множество митохондрий разнообразной формы и размеров довольно равномерно рассредоточены по всей цитоплазме (рис. 1, *Б*). Они могут быть сферическими, чашевидными или удлиненными гантелевидными, все митохондрии имеют много крист (рис. 4, *А*, *В*). Пластиды, как и митохондрии, очень многочисленны (рис. 1, *Б*), они варьируют по форме и размерам: от мелких овальных до длинных гантелевидных. Некоторые из пластид имеют два типа тилакоидов — узкие, листоподобные и расширенные — трубчатые. Часть пластид содержит крахмал. Электронная плотность матрикса митохондрий и стромы пластид может быть почти одинаковой (рис. 4, *А*—*В*). По периферии клеток иногда можно наблюдать почти кольцеобразные, удлиненно-гантелевидные пластиды и митохондрии, лежащие в тесном контакте друг с другом (рис. 4, *В*). Присутствуют в клетке также белковые и липидные тела (рис. 1, *Б*). Клеточные оболочки утолщенные, с отчетливо различимой срединной пластинкой (рис. 4, *Б*).

Ультраструктура эпидермальных клеток нуцеллуса и внутреннего интегумента. По ультраструктурной организации клетки эпидермы нуцеллуса и внутреннего интегумента очень сходны (рис. 2). Довольно часто наблюдаемые деления этих клеток свидетельствуют о том, что они не имеют длительного интерфазного периода по сравнению с инициальными клетками нуцеллярных проэмбрио. Для сравнимости результатов все эти типы клеток описываются в стадии интерфазы. Эпидермальные клетки как нуцеллуса, так и внутреннего интегумента имеют крупное сферическое или несколько продолговатое ядро, глубокие инвагинации цитоплазмы вглубь него не обнаружены. Ядрышко не очень крупное, значительно мельче, чем у инициальных клеток, однако гранулярный и фибриллярный компоненты в нем выражены. Ядерная оболочка с довольно часто расположенными порами. Микротрубочки приурочены к плазмалемме. Свободных рибосом и полисом значительно меньше, чем в инициальных клетках. Однако ГЭР в эпидерме более развит, изредка можно наблюдать несколько цистерн, лежащих в тесном контакте друг с другом. АЭР развит слабо. Мембраноподобные структуры обнаружены в клетках эпидермы нуцеллуса, но они не встречались в клетках внутреннего интегумента. Для вакуолей эпидермы нуцеллуса характерны сферические электронноплотные включения. Диктиосомы в эпидерме неактивны и почти не имеют везикул. Плазмалемма ровная или слабоизвилистая. Плазмодесмы обнаружены главным образом в клеточных оболочках, разделяющих эпидермальные клетки между собой, но их очень мало или они, возможно, отсутствуют в оболочках, прилежащих к клеткам собственно нуцеллуса, что, вероятно, связано с преобладающим направлением роста и делений этих клеток. Митохондрии сферические или несколько удлиненные, овальные. Многие из них имеют мелкие размеры и небольшое число расширенных крист. Пластиды несколько более разнообразны по форме: от сферических до удлиненных или грушевидных, с одиночными тилакоидами и иногда с пластоглобулами. Некоторые пластиды содержат крахмал. Число митохондрий и пластид в эпидермальных клетках намного меньше, чем в инициальных клетках нуцеллярных проэмбрио (рис. 1, *Б*, *Г*—*Е*). Из запасных веществ присутствуют только липидные тела, в то время как в инициальных клетках были обнаружены еще и белки. Клеточные оболочки имеют различимую срединную пластинку и кутикулу на наружной стороне оболочки.

Таким образом, эпидермальные клетки нуцеллуса и внутреннего интегумента отличаются от инициальных клеток нуцеллярных проэмбрио по величине и активности ядер и ядрышек, меньшему числу свободных рибосом и отсутствию в них полисом, более интенсивному развитию ГЭР, меньшей активностью диктиосом, слабоизвилистой плазмалеммой, размерами и морфологией пластид

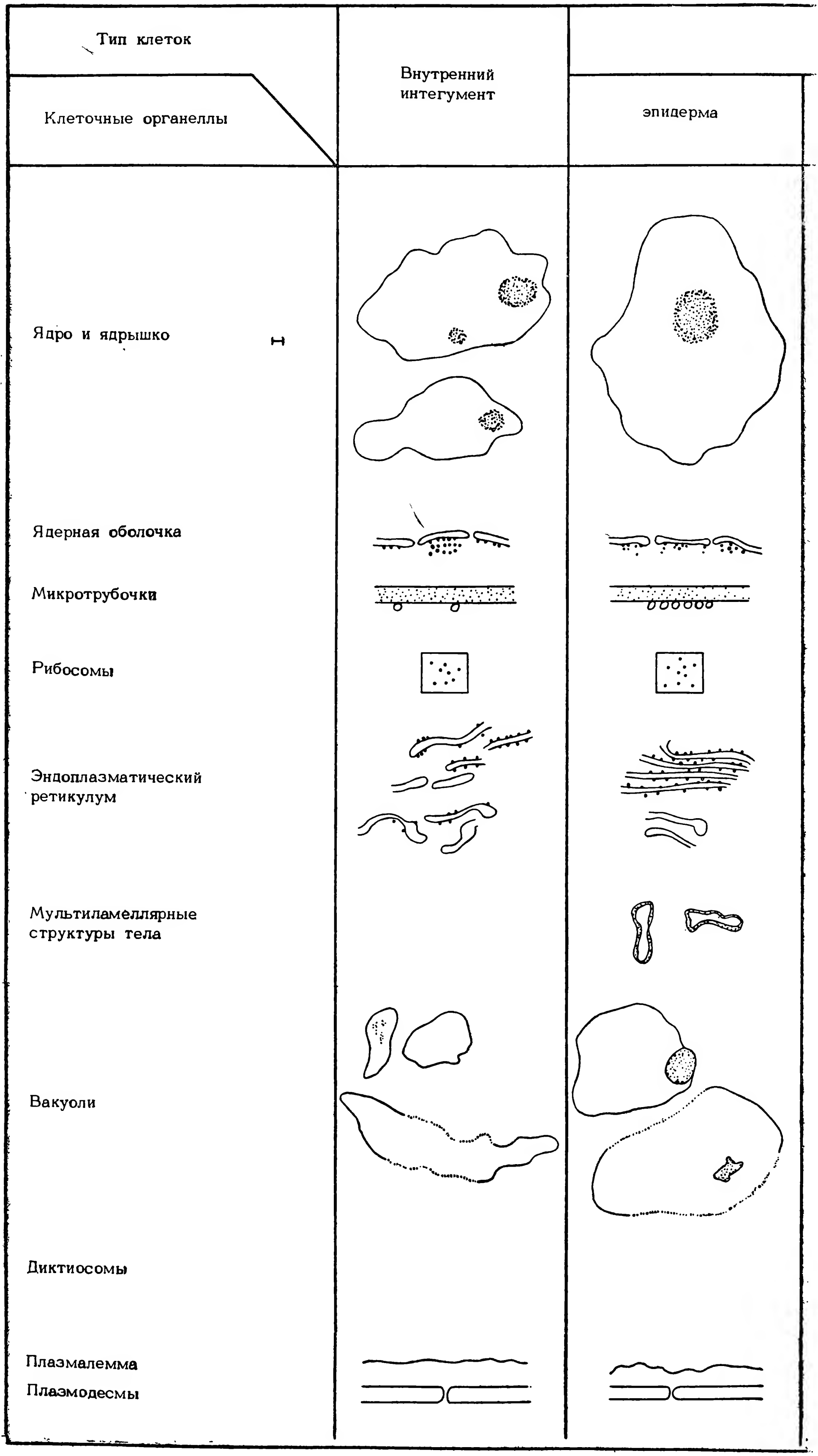
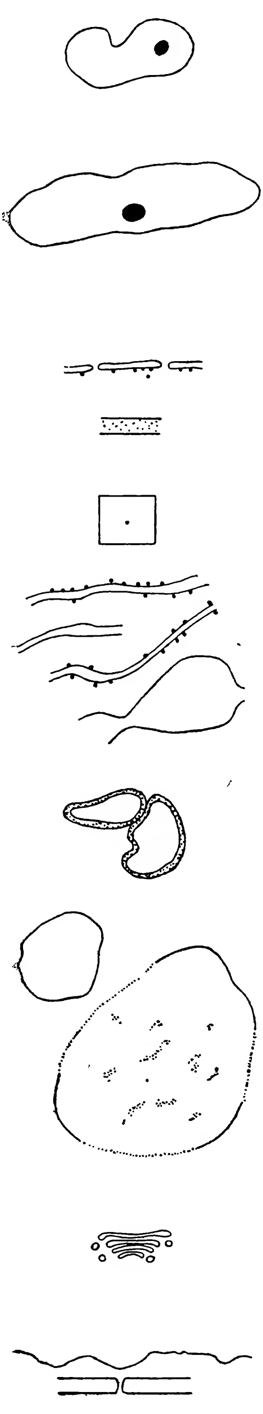
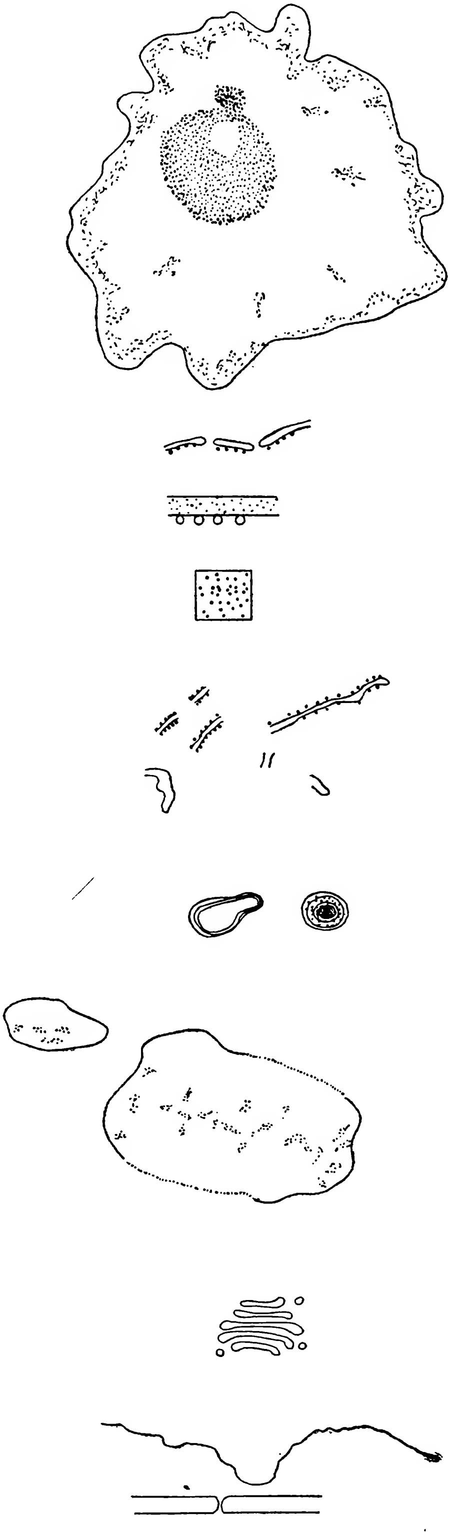
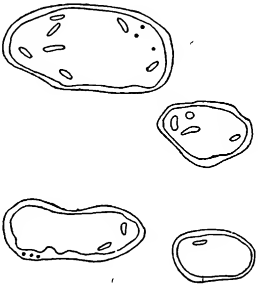
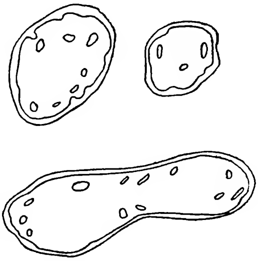
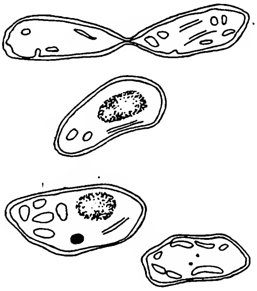
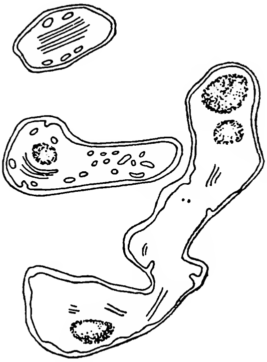
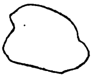
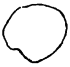
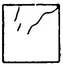
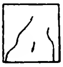
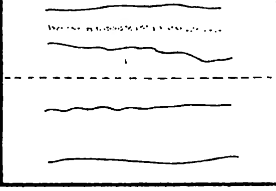
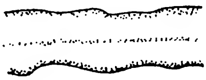
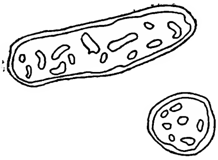
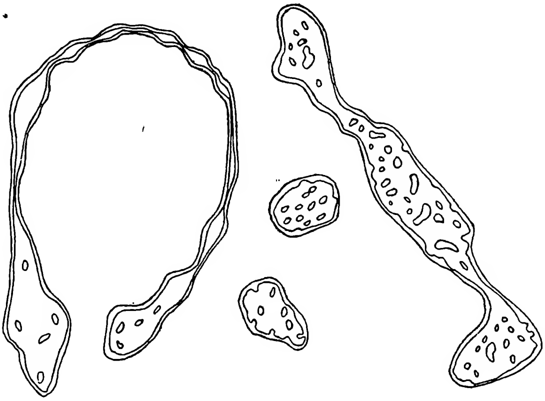
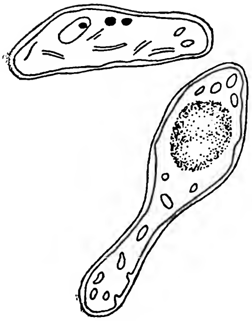
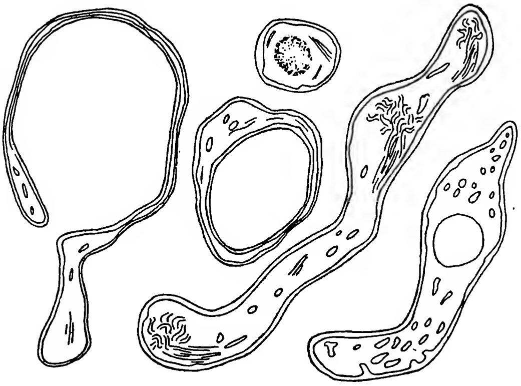
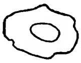
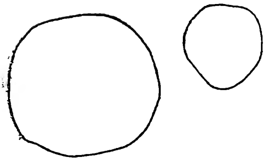
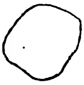
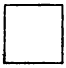
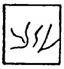
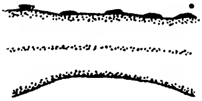
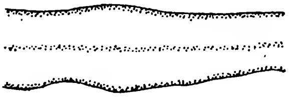


Рис. 2. Ультраструктурная характеристика клеток семяпочки *Sarcococca humilis*.

Нуцеллус	
латеральная зона	микропилярная зона
	инициальная клетка (поздняя интерфаза)
	

Тип клеток	Внутренний интегумент	
Клеточные органеллы		эпидерма
Митохондрии		
Пластиды		
Липидные тела		
Белковые тела		-
Плотность гиалоплазмы		
Клеточная оболочка		

Нуцеллус	
латеральная зона	микропилярная зона
	инициальная клетка (поздняя интерфаза)
	
	
	
	
	
	

и митохондрий, а также значительно меньшим их числом на клетку, отсутствием белковых тел.

Ультраструктура клеток латеральной зоны нуцеллуса. Клетки этой зоны нуцеллуса имеют значительно меньших размеров ядра и ядрышки, по сравнению с описанными ранее типами клеток. В них не обнаружены микротрубочки. Рибосомы в цитоплазме единичные, полисом нет. Цистерны АЭР часто неравномерно расширены. МВТ отсутствуют, диктиосомы неактивны. Пластиды очень единообразны по форме и размерам, они мелкие, часто с пластоглобулами, некоторые содержат крахмал. Из запасных веществ присутствуют липиды, но в значительно больших количествах — белки (рис. 1, *В*). В целом эти клетки могут быть охарактеризованы как очень бедные цитоплазматическими органеллами и главным образом рибосомами, митохондриями и пластидами, т. е. органеллами, обеспечивающими энергетический потенциал клетки. Латеральные нуцеллярные клетки не способны делиться. На границе с эндоспермом они дегенерируют и являются дополнительным источником питания для развивающихся проэмбрио.

Таким образом, по ультраструктурной организации клетки латеральной зоны нуцеллуса резко отличаются от инициальных клеток нуцеллярных проэмбрио и клеток эпидермы нуцеллуса и внутреннего интегумента.

Обсуждение результатов

Исследования по ультраструктуре нуцеллуса представителей цветковых, характеризующихся нуцеллярной полиэмбрионией, до сих пор отсутствовали. Ранее краткие сведения были получены нами по ультраструктуре клеток внутреннего интегумента *Euonymus macroptera* в связи с развитием у него интегументальных проэмбрио (Наумова, 1978). *Sarcococca humilis* — исключительно удобный объект для изучения ультраструктуры инициальных клеток нуцеллярных проэмбрио в связи с их многочисленностью и концентрацией в микропилярной зоне нуцеллуса.

Параллельное использование методов световой и электронной микроскопии позволило нам детально описать разные типы клеток семяпочки, сравнить их между собой и высказать предположения об интенсивности их метаболизма. Так, при сравнении ультраструктуры клеток эпидермы нуцеллуса и внутреннего интегумента, а также клеток латеральной зоны нуцеллуса с инициальными клетками нуцеллярных проэмбрио *S. humilis* были выявлены значительные различия, позволившие охарактеризовать последние как более метаболически активные клетки. Встает вопрос, всегда ли микропилярная зона нуцеллуса крассинуцеллятных семяпочек характеризуется подобной ультраструктурой и метаболической активностью составляющих ее клеток?

К настоящему времени нуцеллус крассинуцеллятных семяпочек исследован у незначительного числа видов: у хлопчатника (Jensen, 1965), *Alcea rosea L.* (Плиско, 1980), *Spinacia oleracea L.* (Wilms, 1980) и *Oenothera biennis* (Noher de Halac, 1980). Все авторы пришли к заключению, что клетки нуцеллуса морфологически неоднородны к стадии зрелого зародышевого мешка. В нуцеллусе в связи с этим выделяется несколько зон: микропилярная, латеральная и халазальная. Микропилярная зона, обычно мощная при этом типе семяпочки, часто еще дополнительно подразделяется на части. С целью сравнения литературных данных с оригинальными в данной статье приводится суммарная характеристика клеток микропилярной зоны нуцеллуса, расположенных непосредственно над зародышевым мешком и удаленных от него не более чем на 4—5 рядов клеток. Эти клетки некрупные по размерам, с довольно большими ядрами. Свободные рибосомы у них обильны, полисомы описаны только у *O. biennis*. ЭР развит незначительно, диктиосомы немногочисленны и слабоактивны. Клетки связаны между собой плазмодесмами, вакуоли мелкие. Митохондрии единообразны по форме: овальные или несколько продолговатые с мелкими, немногочисленными кристами. Пластиды также овальные, удлиненные или иногда чашевидные с единичными тилакоидами и пластоглобулами, большинство из них содержит крахмал. Белковые тела обнаружены у хлопчатника, *Spinacia oleracea* и *Alcea rosea*, липиды — у *S. oleracea*, *A. rosea*, *Oenothera biennis*.

Некоторые отличия от проведенного описания клеток микропилярной зоны нуцеллуса выявлены у хлопчатника: многочисленные микротрубочки и МЛТ, развитый ЭР, активные диктиосомы, пластиды с двумя типами тилакоидов. По нашему мнению, указанные признаки более характерны для клетки, уже вступившей в митоз, и не могут быть поэтому использованы для характеристики ткани. Лишь ультраструктура клетки, находящейся в стадии интерфазы, может дать правильное представление о характере ткани, так как в процессе митоза происходят изменения клеточных органелл, характерные уже для митотического цикла.

Таким образом, при сравнении приведенной ультраструктурной характеристики клеток микропилярной зоны нуцеллуса семяпочек цветковых с клетками идентичной зоны нуцеллуса *S. humilis* выявляются определенные различия. Они заключаются прежде всего в том, что клетки области микропиле *S. humilis*, являющиеся в большинстве случаев инициальными клетками нуцеллярных проэмбрио, имеют значительно больше рибосом и полисом, митохондрий и пластид, причем форма и размеры как пластид, так и митохондрий более разнообразны, а их внутренняя организация свидетельствует о бо́льшей функциональной нагрузке. Ядра и ядрышки их выглядят также более крупными и активными. Следовательно, инициальные клетки нуцеллярных проэмбрио *S. humilis* имеют признаки более высокой метаболической активности не только по сравнению с эпидермальными клетками, но и с клетками микропилярной зоны нуцеллуса крассинуцеллятных семяпочек других цветковых, не способных к образованию нуцеллярных проэмбрио.

Клетки латеральной зоны нуцеллуса у перечисленных выше цветковых, а также у ячменя (Norstog, 1974) и *Bothriochloa ischaemum* (Moskova, 1975), как и у *S. humilis*, сильно вакуолизированы, бедны клеточными органеллами, из запасных веществ содержат крахмал, белки или липиды. Некоторые различия между клетками этой зоны обнаруживаются в числе рибосом, активности диктиосом и степени развитости ЭР. АЭР, полисомы и цитолизосомы обнаружены только у *Oenothera biennis* (Noher de Halac, 1980).

Клетки эпидермы нуцеллуса ячменя, изученные Norstog (1974), по ультраструктурной организации очень близки к исследованным нами клеткам эпидермы нуцеллуса и внутреннего интегумента. Различия обнаружены лишь в числе цистерн ГЭР.

Следовательно, по ультраструктурной организации семяпочки *Sarcococca humilis* отличается от других видов, не способных к образованию нуцеллярных зародышей, главным образом лишь тонкой структурой клеток микропилярной зоны нуцеллуса, которые в дальнейшем дают нуцеллярные проэмбрио, в то время как клетки других зон нуцеллуса очень близки морфологически.

Однако встает вопрос, к какому же типу растительных клеток наиболее близки инициальные клетки нуцеллярных проэмбрио? Прежде всего их, вероятно, необходимо сравнить с меристематическими клетками. Известно, что наиболее характерными чертами меристематических клеток растений являются крупное, округлое или слаболопастное ядро, занимающее центральное положение, обилие свободных рибосом в цитоплазме, слаборазвитый ЭР, малоактивный со специфическими чертами строения аппарат Гольджи, митохондрии со слабовыраженной системой крист, пластиды, представленные типичными лейкопластами с плотной стромой и слаборазвитой тилакоидной системой. Эти клетки имеют липидные тела и с осмиофильными включениями вакуоли, обладающие функциями лизосом (Данилова, Кашина, 1980). Сопоставление ультраструктуры меристематических клеток с исследованными нами типами клеток показывает, что лишь клетки эпидермы нуцеллуса и внутреннего интегумента наиболее близки к ним, в то время как клетки латеральной и микропилярной зон нуцеллуса отличаются от меристематических. Инициальные клетки нуцеллярных проэмбрио, как было уже показано, имеют признаки высокой метаболической активности, кроме того, они по сравнению с меристематическими клетками несколько сильнее вакуолизированы и, кроме липидов, содержат белки. Следовательно, инициальные клетки нуцеллярных проэмбрио не являются меристематическими. Это, вероятно, специфически дифференцированные клетки, предназначенные для выполнения своеобразной функции, связанной с образованием зародышей неполовой природы.

ЛИТЕРАТУРА

Данилова М. Ф., Кашина Т. К. (1980). Апикальные меристемы. В кн.: Атлас ультраструктуры растительных тканей. Петрозаводск, Карелия. — Кордюм Е. Л. (1980). Ультраструктура клеточных органелл в процессе дифференцировки при формировании мужского и женского гаметофитов, зиготы и первичной клетки эндосперма у лилии королевской. В кн.: Структурно-функциональная характеристика растительной клетки в процессах дифференцировки и дедифференцировки. Киев, Наукова думка. — Наумова Т. Н. (1978). Ультраструктура внутреннего интегумента *Euonymus macroptera* Rupr. в связи с формированием интегументальных зародышей. Тез. Всес. симп. по применению электронной микроскопии в ботанических исслед. Рига. — Наумова Т. Н. (1979). Семяпочка, микроспорогенез, микро- и макрогаметогенез у *Sarcococca humilis* Hort. (*Buxaceae*). Бот. ж., 64, 5. — Наумова Т. Н. (1980). Нуцеллярная полиэмбриония в роде *Sarcococca* (*Buxaceae*). Бот. ж., 65, 2. — Наумова Т. Н., Яковлев М. С. (1972). Адвентивная эмбриония у покрытосемянных растений. Бот. ж., 57, 8. — Плиско М. А. (1980). Ультраструктура нуцеллуса у *Alcea rosea* (*Malvaceae*). Бот. ж., 65, 6. — Jensen W. A. (1965). The composition and ultrastructure of the nucellus in cotton. J. Ultrastr. Res., 13. — Moskova R. D. (1975). On electron microscopical study of the nucellus cells in *Bothriochloa ischaemum* L. Caryologia, 28, 3. — Naumova T. N. (1981). Nucellar and integumentary embryony in Angiosperms. Acta Soc. Bot. Pol., 50, 1—3. — Noher de Halac J. (1980). Fine structure of nucellar cells during development of the embryo sac in *Oenothera biennis* L. Ann. Bot., 45. — Norstog K. (1974). Nucellus during early embryogeny in barley: fine structure. Bot. Gaz., 135, 2. — Orr W. J. (1923). Polyembryony in *Sarcococca ruscifolia*. Stepf. Not. Royal Bot. Gard., 14. — Reynolds E. S. (1963). The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy. J. Cell Biol., 17. — Wiger J. (1935). Embryological studies on the families *Buxaceae*, *Meliaceae*, *Simarubaceae*. Lund. — Wilms H. J. (1980). Development and composition of the spinach ovule. Acta Bot. Neer., 29.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград
и
Сельскохозяйственный университет,
Вагенинген, Нидерланды.

Получено 22 III 1982.

УДК 539.22 : 581.47 : 582.542.1

Л. Р. Петрова, Т. С. Николаевская, Т. А. Федотова

СТРУКТУРА ПОВЕРХНОСТИ ЗЕРНОВКИ ЗЛАКОВ ПОД СКАНИРУЮЩИМ ЭЛЕКТРОННЫМ МИКРОСКОПОМ

L. R. PETROVA, T. S. NIKOLAEVSKAJA, T. A. FEDOTOVA.
THE STRUCTURE OF THE SURFACE OF GRASS CARYOPSIS IN SCANNING
ELECTRON MICROSCOPE

С помощью сканирующего электронного микроскопа проведено сравнительное изучение структуры поверхности зерновок у 40 видов злаков, относящихся к 7 подсемействам и 16 трибам сем. *Poaceae*. Выявлены морфологические признаки зерновки, которые могут быть использованы в систематике.

Изучение эпидермы плода в сканирующем электронном микроскопе позволяет не только более точно оценить регуляторные и защитные функции этой ткани, но и установить ряд структурных особенностей, важных в систематическом и эволюционном аспектах.

В настоящее время с помощью сканирующей электронной микроскопии изучена семенная кожура у многих видов покрытосемянных растений (Brisson, Peterson, 1976, и др.), главным образом в связи с вопросами таксономии.

Для видов сем. *Mimosoideae* и рода *Cucurbita* отмечаются разнообразие скульптуры поверхности кутикулы и наличие специфических признаков эпидермы семени (Martin, 1979; Trivedi et al., 1979). У некоторых однодольных (представители сем. *Orchidaceae*) обнаружено несколько типов клеток семенной кожуры в одном семени, показаны разнообразие вторичных утолщений клеточных стенок, а также различия в расположении эпикутикулярного воска (Barthlott, Ziegler, 1981).

Особенности микроморфологии семенной кожуры позволяют разделять трибы, роды и виды. Для рода *Ononis* L. составлен ключ для определения видов по признакам наружной поверхности семенной кожуры (Lecompte-Barbet, 1981).

В ряде исследований обсуждаются эволюционно-экологический аспект и систематическое значение структуры поверхности эпидермы (Barthlott, Ehler, 1977; Schill, 1977). Выделено несколько групп признаков эпидермы перикарпия семян по 1) расположению клеток, 2) форме клеток («первичная структура»), 3) рельефу наружных стенок клеток («вторичная структура»), 4) эпикутикулярным отложениям («третичная структура») (Barthlott, 1981). Однако микроморфология наружной поверхности перикарпия злаков до настоящего времени остается мало исследованной.

Материал и методика

С помощью японского сканирующего электронного микроскопа марки JEOL-35C мы изучали сравнительную структуру поверхности 40 видов злаков, относящихся к 7 подсемействам и 16 трибам сем. *Poaceae* по классификации А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980).

I. Подсемейство *Bambusoideae.*
   1. Триба: *Arundinarieae* Aschers. et Graebn. — *Pseudosasa japonica*, *Sasa palmata*, *Pleioblastus distichus*, *P. simonii*,
   2. Триба: *Shibataeae* Nakai — *Phyllostachys bambusoides*,
   3. Триба: *Bambuseae* Trin. — *Bambusa glaucescens.*

II. Подсемейство *Oryzoideae.*
   4. Триба: *Oryzeae* Dum. — *Oryza sativa.*

III. Подсемейство *Arundinoideae.*
   5. Триба: *Arundineae* Dum. — *Phragmites australis.*

IV. Подсемейство *Pooideae.*
   6. Триба: *Triticeae* Dum. — *Aegilops triuncialis*, *A. cylindrica*, *Triticum vulgare*,
   7. Триба: *Poeae* R. Br. — *Festuca pratensis*, *F. rubra*, *Nardurus maritimus*, *Poa compressa*, *Dactylis glomerata*, *Briza media*,
   8. Триба: *Bromeae* Dum. — *Bromopsis inermis*,
   9. Триба: *Phalarideae* Benth. — *Phalaroides arundinacea*, *Anthoxanthum odoratum*,
   10. Триба: *Phleeae* Dum. — *Beckmannia eruciformis*, *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*,
   11. Триба: *Aveneae* Dum. — *Deschampsia cespitosa*, *Agrostis stolonifera*, *Apera spica-venti*,
   12. Триба: *Meliceae* Endl. — *Melica nutans*, *M. altissima*,
   13. Триба: *Stipeae* Dum. — *Piptatherum virescens.*

V. Подсемейство *Eragrostoideae.*
   14. Триба: *Cynodonteae* Dum. — *Sporobolus fertilis.*

VI. Подсемейство *Panicoideae.*
   15. Триба: *Paniceae* R. Br. — *Setaria macrocarpa*, *Oplismenus undulatifolius*, *Echinochloa crusgalli*, *Paspalum paspaloides*, *Digitaria ischaemum*, *Pennisetum flaccidum.*

VII. Подсемейство *Andropogonoideae.*
   16. Триба: *Andropogoneae* Dum. — *Zea mays*, *Coix lacryma-jobi*, *Miscanthus sinensis*, *Microstegium japonicum.*

Для приготовления препаратов были использованы сухие и фиксированные в 70° спирте зерновки. Семена наклеивали на специальные столики, предварительно обезжиренные спиртом и ацетоном, так же как и весь инструмент для манипуляций. Затем объекты напыливались золотом. Зерновки были ориентированы в различных положениях: дорсальном (спинка), вентральном (бороздка) и боковом. Последовательно, при разных увеличениях микроскопа (от 100 до 6000) просматривали зону зародыша, среднюю и верхушечную части зерновки.

Результаты исследования

При изучении структуры поверхности зерновки мы имеем дело с морфологическим строением наружной эпидермы перикарпия. Ее микроморфология отражает результат видоизменений, которые произошли с наружной эпидермой стенки завязи в период развития и роста плода.

Анализ зерновки исследованных видов показал, что эпидерма перикарпия у большинства злаков представлена крупными прозенхимными клетками, вытянутыми вдоль длинной оси зерновки. Эти клетки носят название основных клеток эпидермы (Мирославов, 1974), у зерновок большинства видов они хорошо выражены, как, например, у *Anthoxanthum odoratum* (рис. 1, *1* — см. вклейку). Тангентальные стенки их утолщены в разной степени, однако у ряда видов они имеют другую форму. Например, у *Phleum pratense*, *Briza media*, *Melica nutans* основные клетки эпидермы паренхимные (многогранные, чуть овальные). Оболочки сильно и неравномерно утолщены (рис. 1, *2*).

По характеру структуры оболочек основных клеток эпидермы перикарпия зерновки все исследованные виды злаков можно разделить на три группы: 1) с совершенно гладкой поверхностью наружных стенок, с прямыми продольными стенками эпидермы (*Anthoxanthum odoratum*, *Briza media*, *Melica nutans*, *Beckmannia eruciformis*) (рис. 1, *1*); 2) со слегка извилистыми продольными стенками (*Sporobolus fertilis*, *Coix lacryma-jobi*) (рис. 1, *3*); 3) с очень толстыми, бугристыми продольными стенками основных клеток эпидермы; четко видна продольная и поперечная бороздчатость поверхности эпидермальных клеток (*Sasa palmata*, *Pleioblastus distichus*) (рис. 1, *4*).

У ряда злаков третьей группы (*Phyllostachys bambusoides*, *Melica nutans*, *Setaria macrocarpa*) оболочки основных клеток эпидермы перикарпия зерновок имеют хорошо выраженные микробугорки в виде бородавчатых выростов. Располагаются они цепочкой вдоль антиклинальных стенок клеток (рис. 1, *6*).

Наружная эпидерма зерновки злаков, кроме основных клеток, содержит почти все типы специализированных клеток, свойственных эпидермам листа, колосковых и цветковых чешуй (Петрова, 1975). К ним относятся окремнелые бугорки (*Nardurus maritimus*, *Bambusa glaucescens*) (рис. 1, *5*, *8*), парные клетки (*N. maritimus*), микробугорки, расположенные вдоль антиклинальных стенок клеток эпидермы (*Phyllostachys bambusoides*, *Melica nutans*, *Setaria macrocarpa*) (рис. 1, *6*), кроющие трихомы — волоски (*Bambusa glaucescens*, *Bromopsis inermis* и др.) (рис. 1, *7*). Волоски, как правило, 1—2-клеточные, тонкие, длинные с заостренным концом, иногда сильно закручивающиеся. Находятся они чаще всего в верхней части зерновки. У *Bambusa glaucescens* имеются одиночные короткие волоски, которые встречаются очень редко и только на боковой стороне зерновки (рис. 1, *8*). Устьица на поверхности зерновок не обнаружены. Различные виды злаков отличаются формой и размерами основных клеток эпидермы, строением и расположением специализированных клеток, а также их числом.

От характера кутикулы зависит структура поверхности зерновки. На внешних стенках основных клеток эпидермы кутикула образует не одинаковый по своей толщине слой, расположенный в виде строго упорядоченных складок, бороздок (прямых, извилистых), островков разной конфигурации или скоплений кутина, не подчиняющихся никакой закономерности.

Очень часто радиальные стенки эпидермальной клетки сильно утолщены (*Anthoxanthum odoratum*, *Phragmites australis*, *Setaria macrocarpa* и др.), и тогда под сканирующим микроскопом на поперечном срезе тангентальная стенка клетки выглядит вогнутой. В другом случае, когда наибольшая толщина оболочки сосредоточена посредине горизонтальной поверхности, клетка под сканирующим микроскопом кажется выпуклой (*Phyllostachys bambusoides*, *Melica nutans*) (рис. 2, *1* — см. вклейку).

У некоторых злаков эпидерма зерновки тонкая и слабо кутинизирована. В таких случаях структуру поверхности плода определяют нижележащие слои клеток мезокарпия (мешковидные и поперечные клетки), имеющие прочные суберинизированные стенки (*Dactylis glomerata*, *Setaria macrocarpa*, *Coix lacryma-jobi*).

Там, где оболочка эпидермы тонкая и содержит небольшое количество кутина, на поверхности плода мы видим очертание клеток самой эпидермы (рис. 2, *4*) и, наконец, у видов, имеющих очень толстую оболочку наружных стенок, клетки эпидермы могут совсем не просматриваться (*Pleioblastus distichus*) (рис. 2, *2*).

Различия в структуре поверхности эпидермы могут определяться не только количеством и расположением кутина, но и структурой эпикутикулярного воска (Tulloch, 1981).

Для всех видов злаков характерно различие в строении эпидермы перикарпия в разных частях зерновки (верхняя, средняя и нижняя). По структуре эпидермы различаются между собой бороздка, зона зародыша и спинка. У разных видов степень этих отличий неодинакова. Так, у представителей триб *Poeae* (*Briza media*, *Poa compressa*), *Bromeae* (*Bromopsis inermis*), *Phalarideae* (*Phalaroides arundinacea*), *Meliceae* (*Melica nutans*) эпидерма в нижней, средней и верхней частях зерновки различается очень незначительно, так же как и эпидерма боковых частей, бороздки и спинки.

У других исследованных нами видов (*Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca pratensis*, *F. rubra*), а также представителей триб *Arundinarieae*, *Paniceae* различия между частями зерновки более значительны. Они выражаются прежде всего в неодинаковом строении эпидермы верхушки, спинки, основания, бороздки и боковых сторон зерновок. Так, в верхней части зерновки клетки эпидермы всегда деформированы, сильнее сжаты, чем в других частях. Они меняют свою конфигурацию. Поверхность выглядит бугристой или сильно складчатой. Более мелкие клетки чаще сохраняют свою форму. У зерновок с гладкой (без волосков) верхушкой (*Anthoxanthum odoratum*, виды рода *Pleioblastus* и др.) клетки эпидермы на верхушке сильно вытянуты в длину, узкие и, как правило, с более тонкими стенками по сравнению с клетками эпидермы других частей зерновки. Спинка и боковые части зерновок у одного и того же вида различаются между собой меньше. Бороздка отличается от боковых частей и спинки наличием складок, более вытянутыми, узкими клетками (рис. 2, *5*).

Систематики, характеризуя злаки различных таксонов, в настоящее время большое значение придают таким морфологическим признакам, как размер зерновки, строение ее верхушки, наличие или отсутствие бороздки, размер зародыша и его соотношение с общей длиной плода.

По величине зародыша различают три типа зерновок: фестукоидный — с мелким зародышем; паникоидный — с крупным зародышем и промежуточный между этими типами — эрагростоидный, свойственный главным образом эрагростоидным (хлоридоидным) злакам (Reeder, 1957).

У всех рассмотренных нами паникоидных злаков зародыш имеет очень крупные размеры, занимая больше половины зерновки. Форма его самая разнообразная — округлая, овальная, лопатчатая. У фестукоидных злаков (роды *Festuca*, *Dactylis*, *Melica*) зародыш занимает меньше половины зерновки, имеет небольшие размеры и плохо просматривается с поверхности.

Строение бороздки исследуемых нами злаков значительно различается (по степени ее развития), что позволило разделить исследованные виды на три группы: с морфологически хорошо выраженной бороздкой (*Festuca rubra*, *Pleioblastus simonii*, *Sasa palmata*) (рис. 2, *4*); с бороздкой, расположенной лишь в базальной части плода в районе зародыша (представители триб *Paniceae*, *Cynodonteae*) (рис. 2, *6*); виды без бороздки (представители трибы *Oryzeae*). В первых двух группах длина плацентохалазального района соответствует длине бороздки, а в третьей — длине зерновки.

Морфологическое строение верхушки зерновок злаков — один из важных диагностических признаков. Проведенные нами электронно-микроскопические исследования показали, что верхушка зерновок злаков может быть самой разнообразной: 1) совершенно голая, округлая, без волосков (*Phyllostachys bambusoides*); 2) опушенная короткими (*Bambusa glaucescens*) или длинными одноклеточными волосками (*Bromopsis inermis*); 3) оттянутая на конус (*Anthoxanthum odoratum*); 4) с двумя «рожками» — основание рыльцевых ветвей (*Setaria macrocarpa*, *Echinochloa crusgalli*); 5) с усохшими оболочками клеток столбика, имеющего вид многолопастной розетки (*Phleum pratense*, *Festuca rubra*).

Таким образом, установлено, что в строении эпидермы перикарпия зерновки злаков наблюдается значительный полиморфизм, обусловленный родовыми и видовыми особенностями строения оболочек стенки завязи, неоднородностью их химического состава. Мы считаем, что характер и разнообразие строения наружной эпидермы перикарпия определяются двумя основными процессами, протекающими в ходе развития зерновки: степенью трансформации различных слоев стенки завязи в процессе созревания плода и неравномерностью роста в длину и ширину разных его частей.

Выявленные нами с помощью сканирующего электронного микроскопа признаки ультраструктуры поверхности зерновок разных злаков дополняют общепринятые морфологические характеристики новыми деталями строения. Это важно, например, для видов с очень мелкими зерновками, которые визуально трудно различимы, например для видов триб *Poeae*, *Arundineae*, *Cynodonteae*, *Paniceae*.

Полученные данные по особенностям расположения и морфологического строения основных и специализированных клеток эпидермы перикарпия зерновки, распределению кутикулы, строению разных частей зерновки могут иметь значение для систематики при решении спорных вопросов, но предстоит проделать еще большую работу, чтобы оценить степень их таксономической значимости.

Выражаем искреннюю благодарность Н. В. Ченцовой за помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

Мирославов Е. А. (1974). Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений. Л., Наука. — Петрова Л. Р. (1975). Структура поверхности цветковых чешуй и лодикул бамбука в сканирующем электронном микроскопе. Бот. ж., 60, 4. — Barthlott W. (1981). Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. Nord. J. Bot., 1, 3. — Barthlott W., Ehler W. (1977). Raster-Electronenmikroscopie der Epidermis-Oberflächen von Spermatophyten. Abh. Akad. Wiss. Lit. Math.-Naturwiss. Kl. Trop. und subtrop. Pflanzenwelt, 19, 105. — Barthlott W., Ziegler B. (1981). Mikromorphologie der Samenschalen des Systematisches Merkmal bei Orchideen Berl. Dtsch. Bot. Ges., 94, 1—2. — Brisson J. D., Peterson R. L. (1976). A critical review of the use of scanning electron microscopy in the study of the seed coat. Scann. Electron Microscopy, Proc. Workshops Biol. Appl. Scann. Transm. Electron Microscope, 2. — Lecompte-Barbet O. (1981). Étude de l'ornementation du tegument externe des graines d'*Ononis* L. au microscope electronique à balayage. Bul. Mus. Nat. Hist. Nat., 3, 1. — Martin W. M. A. (1979). Potential of scanning electron microscopy for the study of seeds. Proc. 37-th Amm. Meet. Electron Microsc. Soc. Amer., San Antonio. — Reeder J. R. (1957). The embryo in grass systematics. Amer. J. Bot., 44. — Schill R. (1977). Morphology and anatomy of higher plants: Oberflächenskulpturen bei nöheren Pflanzen. Progr. Bot., 39. Berlin. — Takhtajan A. L. (1980). Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). Bot. Rev., 46, 3. — Trivedi B. S., Bagchi G. D., Bajpai U. (1979). Scanning electron microscopic studies on the spermoderm of some *Mimosoideae* (*Leguminosae*). Phytomorphology, 29, 3—4. — Tulloch A. P. (1981). Composition of epicuticular waxes from 28 genera of *Gramineae* differences between subfamilies. Can. J. Bot., 59, 7.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 4 VI 1982.

УДК 581.524.444.3

В. Ю. Нешатаева

ФОРМАЦИЯ КЕДРОВОГО СТЛАНИКА В КРОНОЦКОМ ГОСУДАРСТВЕННОМ ЗАПОВЕДНИКЕ НА КАМЧАТКЕ

V. YU. NESHATAYEVA. DWARF-PINE ELFIN WOOD FORMATION IN THE KRONOTSKY STATE RESERVE IN KAMCHATKA

На основании 150 геоботанических описаний произведен типологический анализ сообществ кедрового стланика в Кроноцком государственном заповеднике (Восточное побережье п-ова Камчатка). С помощью табличного метода и метода корреляционных плеяд установлено 30 ассоциаций, объединенных в 17 групп и семь классов ассоциаций. Создана схема эколого-фитоценотических рядов сообществ кедрового стланика. Дан систематизированный список ассоциаций с указанием их распространения. Из 30 ассоциаций 7 описаны впервые, 18 приводятся впервые для Камчатки. Установленное систематическое положение формации кедрового стланика среди высших таксономических единиц отражает ее историческое развитие, фитоценотические и филоценогенетические связи.

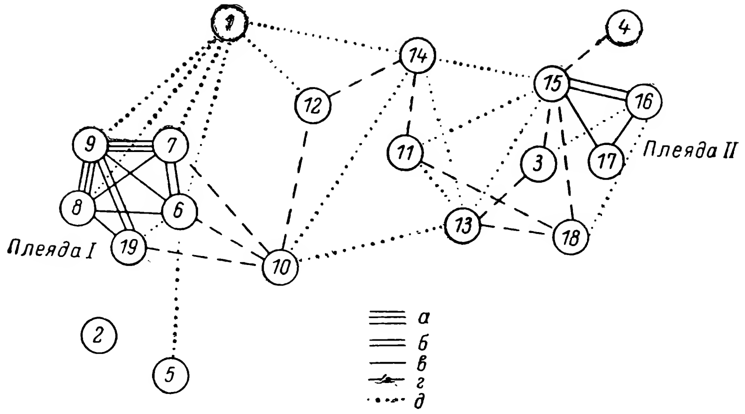
Изучению сообществ кедрового стланика *Pinus pumila* (Pall.) Regel, широко распространенных в северо-восточной Азии, посвящено немало работ (Тихомиров, 1946, 1949; Пивник, 1958; Гроссет, 1959а, б; Моложников, 1975, 1976, и др.). Списки ассоциаций кедрового стланика для различных районов Сибири и Дальнего Востока приводятся многими авторами (Городков, 1935; Воробьев, 1937; Кабанов, 1940; Васильев В., 1956; Колесников, 1969; Котляров, 1973, 1978; Васильев Н., Чумин, 1979, и др.). Однако на Камчатке эта формация изучена недостаточно и описана лишь в нескольких обзорных геоботанических и лесоводческих работах (Липшиц, 1937; Комаров, 1940; Стариков, Дьяконов, 1954; Hultén, 1974).

В 1974—1978 гг. экспедиция кафедры геоботаники Ленинградского государственного университета (ЛГУ) под руководством доцента Ю. Н. Нешатаева проводила исследования растительности Кроноцкого государственного заповедника. Был собран обширный материал, включающий, помимо прочего, 150 полных геоботанических описаний сообществ кедрового стланика. Описания проводили на пробных площадях размерами 10×10 м на бланках кафедры геоботаники ЛГУ. Материал обрабатывали табличным методом (Нешатаев, 1971), кроме того, применяли метод анализа межвидовых сопряженностей с помощью коэффициента Бравэ (Нешатаев, 1976). Все описания хранятся в фитоценарии кафедры геоботаники ЛГУ.

При выделении ассоциаций учитывали видовой состав фитоценозов, соотношение эколого-фитоценотических групп видов, набор доминантов, а также структурные особенности фитоценозов в связи с условиями местообитания.

Кроноцкий заповедник находится на восточном побережье п-ова Камчатка между 54°17′ и 55°10′ с. ш., его площадь — 964 тыс. га. Внутренние районы заповедника отделены от океана горными вулканическими цепями, этим объясняется климатическая неоднородность приморских и внутренних районов заповедника. В приморских районах климат морской, влажный: среднегодовое количество осадков — 1239 мм, среднегодовая температура воздуха +1.7° С (по данным метеостанции Семлячики), в то время как во внутренних районах климат умеренно континентальный, осадков выпадает лишь 386 мм в год, среднегодовая температура воздуха —3.1° С (по данным метеостанции Кроноцкое озеро). Значительное влияние на природные условия заповедника оказывают гористый рельеф (перепад высот от океана до 3500 м над ур. м.) и проявления современного вулканизма: на территории заповедника находятся 9 действующих вулканов, знаменитые Долина Гейзеров и кальдера Узон, часты выходы термальных вод, фумаролы и лавовые поля. Расположение заповедника в зоне интенсивных пеплопадов определяет ход почвообразовательного процесса (Соколов, 1973): здесь распространены слоисто-охристые и слоисто-пепловые почвы.

Растительность заповедника подчинена высотной поясности. Представлены три основных растительных пояса: от уровня океана до 500—600 м над ур. м. распространены каменноберезовые леса из *Betula ermanii* Cham., выше — пояс



Граф распределения среднеконстантных видов формации кедрового стланика по корреляционным плеядам.

Величина связи: *а* — более 0.60. *б* — 0.51—0.60, *в* — 0.41—0.50, *г* — 0.31—0.40, *д* — 0.21—0.30; виды: *1* — *Larix dahurica* ssp. *cajanderi* (Mayr) Dyl., *2* — *Duschekia sinuata* ssp. *kamtchatica* (Regel) Holub, *3* — *Lonicera edulis* Turcz. ex Freyn, *4* — *Sorbus sambucifolia* (Cham. et Schlecht.) Roem., *5* — *Rhododendron aureum* Georgi, *6* — *Empetrum sibiricum* V. Vassil., *7* — *Vaccinium uliginosum* L., *8* — *V. minus* (Lodd.) Worosch., *9* — *Ledum decumbens* (Ait.) Lodd. ex Steud., *10* — *Carex pallida* C. A. Mey., *11* — *Equisetum arvense* L., *12* — *E. sylvaticum* L., *13* — *Rubus arcticus* L., *14* — *Linnaea borealis* L., *15* — *Maianthemum dilatatum* (Wood) Nels. et Macbr., *16* — *Trientalis europaea* L., *17* — *Lycopodium annotinum* L., *18* — *Chamerion angustifolium* (L.) Holub, *19* — *Polygonum tripterocarpum* A. Gray.

кедрового и ольхового (*Duschekia sinuata* (Regel) Pouzar) стлаников, на высоте 900—1000 м над ур. м. он сменяется горными тундрами. Массивы сообществ кедрового стланика в заповеднике занимают,по данным лесоустройства 1976 г., 135 тыс. га, что составляет около 14% площади заповедника. Несмотря на то что кедровый стланик и ольховый стланик распространены на одних и тех же высотах, в сходных экологических условиях, смешанные сообщества они образуют крайне редко.

В 150 геоботанических описаниях сообществ кедрового стланика зарегистрировано 119 видов растений, в том числе 69 видов сосудистых, 23 вида мхов и 27 — лишайников. На пробной площади насчитывается от 3 до 30 видов, большей частью 8—10 (из них 5—6 видов сосудистых). Относительная бедность видового состава объясняется мощным эдификаторным воздействием доминанта. Сообщества характеризуются высокой сомкнутостью (до 1.0), мощной подстилкой, непостоянным числом ярусов (от одного в мертвопокровных сообществах до четырех в кустарниковых). Травы и кустарнички обычно приурочены к межкроновым участкам, угнетены, поскольку требовательны к свету. Мхи и лишайники встречаются довольно равномерно.

Для выявления реальных комплексов видов, образующих флористико-фитоценотическую структуру сообществ, применялся коэффициент Бравэ. Для расчетов использовано 19 видов средней константности, критерии достоверности определяли по стандартным таблицам. На основе полученных достоверных коэффициентов взаимных сопряженностей видов построен граф распределения видов по корреляционным плеядам (см. рисунок). Выделили две четкие плеяды сопряженных видов, отличающихся по экологии. В первую плеяду вошли гипоарктические виды — *Vaccinium uliginosum*, *V. minus*, *Ledum decumbens*, *Empetrum sibiricum*, *Polygonum tripterocarpum*. Вторая плеяда включает в себя бореальные лесные травы: *Maianthemun dilatatum*, *Trientalis europaea*, *Lycopodium annotinum*. К ней тяготеют также *Lonicera edulis*, *Linnaea borealis*. Выделенные группы видов, количественно подтверждающие тесные флористические связи формации с тундровой и таежной растительностью, использованы при классификации кедровостланиковых сообществ.

При классификации растительности применены принципы, предложенные И. Х. Блюменталем (1967, 1979). Формация подразделяется на классы ассоциаций на основании согосподства жизненных форм с учетом их экологии. Выявлены следующие классы ассоциаций: зеленомошных, беднотравных, травяных, кустарниковых, кустарничковых, лишайниковых и сфагновых кедровостлаников.

ТАБЛИЦА 1

Систематизированный список ассоциаций формации кедрового стланика в Кроноцком государственном заповеднике

Классы ассоциаций	Группы ассоциаций	Ассоциации
I. Кедровостланики зеленомошные Pineta pumilae hylocomiosa	1. Кедровостланики зеленомошные Pineta pumilae hylocomiosa	1. Кедровостланик (К. стл.) зеленомошный. Pinetum pumilae hylocomiosum (P-hyl). Pinus pumila—Pleurozium schreberi+Polytrichum commune+Dicranum spp. — Анадырь (Тихомиров, 1949), Сихотэ-Алинь (Колесников, 1969), Прибайкалье (Моложников, 1975), Хамар-Дабан (Дмитриева, 1978), Охотское побережье (Васильев Н., Чумин, 1979)
	2. Кедровостланики кустарничково-зеленомошные Pineta pumilae fruticuloso-hylocomiosa	2. К. стл. бруснично-зеленомошный. P. p. vaccinioso-hylocomiosum (P-hyl—V. m.). Pinus pumila—Pleurozium schreberi+Polytrichum commune+Dicranum spp.—Vaccinium minus — Сихотэ-Алинь (Колесников, 1969), Прибайкалье (Моложников, 1975), Охотское побережье (Васильев Н., Чумин, 1979)
		3. К. стл. голубично-зеленомошный. P. p. uliginosi-vaccinioso-hylocomiosum (P-hyl — V. u.). Pinus pumila—Pleurozium schreberi+Polytrichum commune+Dicranum spp.— Vaccinium uliginosum — Анадырь (Тихомиров, 1949)
	3. Кедровостланики травяно-зеленомошные Pineta pumilae herboso-hylocomiosa	4. К. стл. вейниково-зеленомошный. P. p. calamagrostoso—hylocomiosum (P-hyl—Cal.). Pinus pumila—Pleurozium schreberi+Polytrichum commune+Dicranum spp.—Calamagrostis langsdorffii — Охотия (Воробьев, 1937)
		5. К. стл. хвощово-зеленомошный. P. p. equisetoso-hylocomiosum (P-hyl—Eq.). Pinus pumila—Pleurozium schreberi + Polytrichum commune+Dicranum spp.—Equisetum sylvaticum
		6. К. стл. дереново-зеленомошный. P. p. chamaepericlymenoso-hylocomiosum (P-hyl—Ch.). Pinus pumila—Pleurozium schreberi+Polytrichum commune+Dicranum spp.—Chamaepericlymenum suecicum
	4. Кедровостланики кустарниково-зеленомошные Pineta pumilae fruticoso-hylocomiosa	7. К. стл. спирейно-зеленомошный. P. p. spiraeoso-hylocomiosum (P-hyl—Sp.). Pinus pumila—Pleurozium schreberi + Polytrichum commune+Dicranum spp.—Spiraea stevenii— Центральная долина Камчатки (Липшиц, 1937), Южная Камчатка (Hultén, 1974)
	5. Кедровостланики лишайниково-зеленомошные Pineta pumilae lichenoso-hylocomiosa	8. К. стл. рододендрово-кладино-зеленомошный. P. p. rhododendroso-cladinoso-hylocomiosum (P-hyl + Cl.—Rh.). Pinus pumila—Pleurozium schreberi + Polytrichum commune + Dicranum spp.+Cladina arbuscula+Cladina spp.—Rhododendron aureum — Прибайкалье (Моложников, 1975)
		9. К. стл. кустарничково-кладино-зеленомошный. P. p. fruticuloso-cladinoso-hylocomiosum (P-hyl+Cl.-fr). Pinus pumila—Pleurozium schreberi + Polytrichum commune + Dicranum spp.+Cladina spp.—Ledum decumbens+Vaccinium minus — Якутия (Тихомиров, 1949), Прибайкалье (Моложников, 1975)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Классы ассоциаций	Группы ассоциаций	Ассоциации
II. Кедровостланики беднотравные Pineta pumilae subpura	6. Кедровостланики беднотравные Pineta pumilae oligoherbosa	10. К. стл. мертвопокровный. P. p. nudum (P). Pinus pumila — Пенжинский р-н (Городков, 1935), Охотия (Воробьев, 1937), Центральная долина Камчатки (Липшиц, 1937), Восточная Камчатка (Комаров, 1940), Сахалин (Кабанов, 1940), Анадырь (Васильев В., 1956), Якутия (Пивник, 1958), Сихотэ-Алинь (Колесников, 1969), Прибайкалье (Моложников, 1975), Южная Камчатка (Hultén, 1974; Трулевич, Плотникова, 1974)
		11. К. стл. беднотравно-бедномоховой. P. p. oligoherboso-oligohypnosum (P-olig) — Сихотэ-Алинь (Колесников, 1969)
III. Кедровостланики травяные Pineta pumilae herbosa	7. Кедровостланики злаковые Pineta pumilae graminosa	12. К. стл. зеленомошно-вейниковый. P. p. hylocomioso-calamagrostidosum (P—Cal.). Pinus pumila—Calamagrostis langsdorffii—Pleurozium schreberi + Polytrichum commune+Polytrichum spp.+Dicranum spp.— Охотия (Воробьев, 1937).
		13. К. стл. разнотравно-луговиковый. P. p. varioherboso—lerchenfeldiosum (P—L. f.). Pinus pumila—Lerchenfeldia flexuosa+varioherbosa
	8. Кедровостланики разнотравные Pineta pumilae nanoherbosa	14. К. стл. майниковый. P. p. maianthemosum (P—M.). Pinus pumila—Maianthemum dilatatum—Pleurozium schreberi + Polytrichum spp.+Dicranum spp.
IV. Кедровостланики кустарниковые Pineta pumilae fruticosa	9. Кедровостланики рододендровые Pineta pumilae rhododendrosa	15. К. стл. зеленомошно-рододендровый. P. p. hylocomioso—rhododendrosum (P—Rh.). Pinus pumila—Rhododendron aureum—Pleurozium schreberi + Polytrichum spp. + Dicranum spp. — Амурская обл., Пенжинский р-н (Тихомиров, 1949), Сахалин (Кабанов, 1940), Сихотэ-Алинь (Колесников, 1969), Прибайкалье (Моложников, 1975), Охотское побережье (Васильев Н., Чумин, 1979)
		16. К. стл. зеленомошно-бруснично-рододендровый. P. p. hylocomioso-vaccinioso-rhododendrosum (P—Rh.—V. m.). Pinus pumila—Rhododendron aureum—Vaccinium minus—Pleurozium schreberi+Polytrichum spp.+ Dicranum spp.
	10. Кедровостланики ольховниковые Pineta pumilae alnosa	17. К. стл. спирейно-ольховниковый. P. p. spiraeoso—alnosum (P—D.+Sp.). Pinus pumila—Duschekia sinuata ssp. kamschatica+ Spiraea stevenii. — Центральная долина Камчатки (Липшиц, 1937), Восточная Камчатка (Комаров, 1940)
		18. К. стл. зеленомошно-ольховниковый. P. p. hylocomioso-alnosum (P—D.-hyl). Pinus pumila—Duschekia sinuata ssp. kamschatica—Pleurozium schreberi+ Polytrichum spp. + Dicranum spp. — Близкая к ней ассоциация с Duschekia fruticosa указана для Пенжинского р-на (Городков, 1935) и Анадыря (Васильев В., 1956)
	11. Кедровостланики спиреевые Pineta pumilae spiraeosa	19. К. стл. зеленомошно-спиреевый. P. p. hylocomioso-spiraeosum (P—Sp.). Pinus pumila—Spiraea steveni—Polytrichum spp.+Pleurozium schreberi+Dicranum spp. — Центральная долина Камчатки (Липшиц, 1937), Южная Камчатка (Hultén, 1974)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Классы ассоциаций	Группы ассоциаций	Ассоциации
		20. К. стл. вейниково-спиреевый. P. p. calamagrostidoso-spiraeosum (P—Sp.—Cal.). Pinus pumila—Spiraea stevenii—Calamagrostis langsdorffii — Центральная долина Камчатки (Липшиц, 1937), Южная Камчатка (Hultén, 1974)
		21. К. стл. плауново-спиреевый. P. p. lycopodioso—spiraeosum (P—Sp.—Lyc.). Pinus pumila—Spiraea stevenii—Lycopodium annotinum
	12. Кедровостланики рябинниковые Pineta pumilae sorbariosa	22. К. стл. зеленомошно-рябинниковый. P. p. hylocomioso-sorbariosum (P—Sorb.). Pinus pumila—Sorbus sambucifolia—Pleurozium schreberi+Polytrichum commune+Polytrichum spp.+Dicranum spp.
V. Кедровостланики кустарничковые Pineta pumilae fruticulosa	13. Кедровостланики голубичные Pineta pumilae uliginosi—vacciniosa	23. К. стл. зеленомошно-голубичный. P. p. hylocomioso-uliginosi-vacciniosum (P—V. u.-hyl). Pinus pumila—Vaccinium uliginosum+Ledum decumbens+Vaccinium minus—Pleurozium schreberi+Polytrichum spp.+Dicranum spp. — Анадырский край (Тихомиров, 1949; Васильев В. 1956)
		24. К. стл. зеленомошно-шикшево-голубичный. P. p. hylocomioso-empetroso-uliginosi-vacciniosum (P—V. u.+E. s.). Pinus pumila—Vaccinium uliginosum+Empetrum sibiricum—Pleurozium schreberi+Polytrichum spp.+Dicranum spp. — Анадырский край (Васильев В., 1956)
	14. Кедровостланики брусничные Pineta pumilae vacciniosa	25. К. стл. зеленомошно-багульниково-брусничный. P. p. hylocomioso-ledoso-vacciniosum (P—V. m.+L. d.). Pinus pumila—Vaccinium minus+Ledum decumbens—Pleurozium schreberi + Polytrichum commune + Dicranum ssp. — Сихотэ-Алинь (Колесников, 1969), Прибайкалье (Моложников, 1975), Охотия (Котляров, 1978).
VI. Кедровостланики лишайниковые Pineta pumilae lichenosa	15. Кедровостланики кустарничково-лишайниковые Pineta pumilae fruticuloso-cladinosa	26. К. стл. зеленомошно-багульниково-кладиновый. P. p. hylocomioso-ledoso-cladinosum (P—Cl.—L. d.). Pinus pumila—Cladina rangiferina+Cl. arbuscula—Ledum decumbens — Pleurozium schreberi+Polytrichum commune+Dicranum spp.— Пенжинский р-н (Городков, 1935), Сихотэ—Алинь (Колесников, 1969), Прибайкалье (Моложников, 1975), Охотия (Котляров, 1978)
		27. К. стл. зеленомошно-шикшево-кладиновый. P. p. hylocomioso-empetroso-cladinosum (P—Cl.—E. s.). Pinus pumila—Cladina stellaris—Empetrum sibiricum—Pleurozium schreberi+Polytrichum ssp.+Dicranum ssp.— Охотское побережье (Васильев Н., Чумин, 1979)
		28. К. стл. зеленомошно-кустарничково-кладиновый. P. p. hylocomioso-fruticuloso-cladinosum (P—Cl.-fr). Pinus pumila—Cladina spp. — Vaccinium minus+V. uliginosum+Ledum decumbens—Pleurozium schreberi+Polytrichum spp.+Dicranum spp. — Амурская обл. (Тихомиров, 1949), Анадырь (Тихомиров, 1949), Прибайкалье (Моложников, 1975), Хамар-Дабан (Дмитриева, 1978)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Классы ассоциаций	Группы ассоциаций	Ассоциации
VII. Кедровостланики сфагновые Pineta pumilae sphagnosa	16. Кедровостланики сфагновые Pineta pumilae sphagnosa	29. К. стл. гиргензоно-сфагновый. P. p. girgensohnii-sphagnosum (P—Sph.). Pinus pumila—Sphagnum girgensohnii. — Анадырь (Тихомиров, 1949), Сихотэ-Алинь (Колесников, 1969), Прибайкалье (Моложников, 1975), Южная Камчатка (Hultén, 1974), Охотия (Васильев Н., Чумин, 1979)
	17. Кедровостланики кустарничково-сфагновые Pineta pumilae fruticuloso-sphagnosa	30. К. стл. голубично-багульниково-сфагновый. P. p. uliginosi-vaccinioso-ledoso-sphagnosum (P—Sph.-fr). Pinus pumila—Sphagnum spp.—Ledum decumbens+Vaccinium uliginosum — Якутия (Тихомиров, 1949), Прибайкалье (Моложников, 1975), Охотское побережье (Васильев Н., Чумин, 1979)

В пределах классов выделены группы ассоциаций по согосподствующим видам подчиненных ярусов (табл. 1).

Всего мы установили 30 ассоциаций, объединенных в 17 групп семи классов ассоциаций. Такая систематическая структура формации наиболее полно отражает разнообразие сообществ кедрового стланика в Кроноцком заповеднике. Из 30 ассоциаций в литературе упомянуты 23, 7 нами описаны впервые; 18 ассоциаций указаны впервые для Камчатки.

При изучении формации большое значение имеет построение эколого-фитоценотических рядов сообществ, отражающих дифференциацию формации в различных местообитаниях под действием комплекса экологических факторов, а также результат ее контактов с фитоценозами других типов растительности. Ряды строятся по эколого-фитоценотическому (а не по топологическому) принципу, т. е. по роли различных экологических групп видов, жизненных форм, по сложности строения сообществ в различных условиях существования. Структура сообществ изменяется не всегда адекватно условиям местообитания, а в ряде случаев зависит от исторически сложившихся эколого-биологических особенностей видов, образующих фитоценоз.

В табл. 2 дана схема эколого-фитоценотических рядов ассоциаций кедрового стланика в Кроноцком заповеднике, построенная по принципу схемы эколого-фитоценотических рядов В. Н. Сукачева (1930). Отсутствие ряда проточного увлажнения объясняется существованием формации в горных районах, на хорошо дренированных почвах. Центральное положение на схеме занимают зеленомошные кедровостланики, произрастающие в средних условиях увлажнения и почвенного богатства. Среди них имеются ассоциации, переходные к более психрофильным. К ним примыкают беднотравные (мертвопокровные) сообщества, являющиеся, по мнению ряда авторов (Тюлина, 1954; Пивник, 1958; Тихомиров, Пивник, 1961; Колесников, 1969; Моложников, 1975), возрастной стадией зеленомошных. В условиях увеличения сухости и понижения температур (при переходе к более высокогорным местообитаниям) происходит психрофилизация сообществ. К почвам среднего богатства с недостаточным увлажнением приурочены кустарничковые и психрофильно-кустарниковые (рододендровые) сообщества. В крайних условиях существования, на каменистых почвах и шлаковых полях, встречаются лишайниковые кедровостланики. При застойном увлажнении и ухудшении аэрации почв в сообществах появляются гигрофильные виды: к заболоченным подножиям склонов приурочены сфагновые и кустарничково-сфагновые сообщества. При увеличении почвенного богатства, улучшении условий увлажнения и аэрации почв (на нижней границе пояса стлаников) происходит усложнение строения фитоценозов: увеличиваются разнообразие жизненных форм и число видов на пробной площади. В этих условиях произрастают травяные и мезофильно-кустарниковые сообщества.

Систематическое положение формации вызывает разногласия. Одни авторы относят ее к субальпийским кустарникам (Шенников, 1934; Липшиц, 1937;

ТАБЛИЦА 2

Эколого-фитоценотические ряды ассоциаций кедрового стланика в Кроноцком государственном заповеднике

Увлажнение	Почвы		
	бедные (каменистые, шлаковые, торфянистые)	среднего богатства (слоисто-охристые)	относительно богатые (слоисто-пепловые)
Недостаточное	VI. P. p. lichenosa 26. P—Cl.—L. d. 27. P—Cl.—E. s. 28. P—Cl.-fr	V. P. p. fruticulosa 23. P—V. u.-hyl 24. P—V. u.+E. s. 25. P—V. m.+L. d.	
Среднее	8. P-hyl+Cl.—Rh. 9. P-hyl+Cl.-fr 2. P-hyl—V. m. 3. P-hyl—V. u. I. P. p. hylocomiosa	15. P—Rh. 16. P—Rh.—V. m. 1. P-hyl 4. P-hyl—Cal. 5. P-hyl—Eq. 6. P-hyl—Ch. 7. P-hyl—Sp. II. P. p. subpura 10. P 11. P-olig	IV. P. p. fruticosa 17. P—D.+Sp. 18. P—D.-hyl 19. P—Sp. 20. P—Sp.—Cal. 21. P—Sp.—Lyc. 22. P—Sorb. III. P. p. herbosa 12. P—Cal. 13. P—L. f. 14. P—M.
Обильное (застойное)	VII. P. p. sphagnosa 29. P—Sph. 30. P—Sph.-fr		

Примечание. Полные названия ассоциаций см. в табл. 1.

Тихомиров, 1949; Кабанов, 1969, 1977, и др.), другие считают стелющимися лесами (Сочава, Лукичева, 1953; Колесников, 1969), третьи называют сообщества кедрового стланика крупнокустарниковой тундрой (Васильев В., 1956). Следуя принципам Блюменталя (1967, 1971) и Б. А. Быкова (1968, 1970), мы относим формацию кедрового стланика к отделу растительности голосемянных, группе классов деревянистой растительности голосемянных, классу типов стланиково-кустарниковой растительности голосемянных, группе типов арктовысокогорных (микротермных или криофильных) хвойных стлаников и кустарников, типу психрофильных (точнее, мезопсихрофильных или субарктических) арктовысокогорных стлаников и кустарников, классу формаций мезопсихрофильных хвойных стлаников, группе формаций темнохвойных мезопсихрофильных стлаников.

Такое систематическое положение формации отражает ее историческое развитие, фитоценотические и филоценогенетические связи, так как первоначально кедровый стланик произрастал под пологом темнохвойно-светлохвойных лесов (Тихомиров, 1946).

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь И. Х. (1967). Вопросы классификации растительности. Автореф. доктор. дис. Л. — Блюменталь И. Х. (1971). О высших таксономических единицах систематики фитоценозов. Тез. докл. Совещ. по классификации раст. Л. — Блюменталь И. Х. (1979). О принципах и методах систематики ангиофитовой растительности. Бот. ж., 64, 4. — Быков Б. А. (1968). Биоэкологическая классификация растительности

Советского Союза. Изв. АН КазССР, сер. биол., 4. — Быков Б. А. (1970). Введение в фитоценологию. Алма-Ата, Наука. — Васильев В. Н. (1956). Растительность Анадырского края. М.; Л., Изд. АН СССР. — Васильев Н. Г., Чумин В. Т. (1979). Основные растительные ассоциации кедрового стланика на южном побережье Охотского моря. В кн.: Проблемы ботаники, 14, 2. Новосибирск, Наука. — Воробьев Д. П. (1937). Растительность южной части побережья Охотского моря. Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. бот., 2. — Городков Б. Н. (1935). Геоботанический и почвенный очерк Пенжинского района Дальневосточного края. Тр. Дальневост. фил. АН СССР, сер. бот., 1. — Гроссет Г. Э. (1959а). Кедровый стланик. Материалы к изучению и хозяйственному использованию. Материалы к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. бот., 12. М., Изд. МОИП. — Гроссет Г. Э. (1959б). К изучению экологии кедрового стланика. Бюл. МОИП, нов. сер., отд. биол., 64, 2. — Дмитриева Е. В. (1978). Кедровый стланик на южном пределе своего распространения. Бот. ж., 63, 9. — Кабанов Н. Е. (1940). Лесная растительность Советского Сахалина. Владивосток, Горнотаежная станция АН СССР. — Кабанов Н. Е. (1969). Леса Камчатской области. В кн.: Леса СССР, 4. М., Наука. — Кабанов Н. Е. (1977). Хвойные деревья и кустарники Дальнего Востока. М., Наука. — Колесников Б. П. (1969). Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток, Дальневост. кн. изд. — Комаров В. Л. (1940). Ботанический очерк Камчатки. В кн.: Камчатский сборник, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Котляров И. И. (1973). Заросли кедрового стланика на Охотском побережье. В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Материалы V Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Магадан, Магадан. кн. изд. — Котляров И. И. (1978). К экологии кедрового стланика Охотского побережья. Экология, 5. — Липшиц С. Ю. (1937). Растительный покров. В кн.: Липшиц С. Ю., Ливеровский Е. А. Почвенно-ботанические исследования и проблема сельского хозяйства в центральной части долины реки Камчатки. Тр. Совета по изуч. производит. сил АН СССР, сер. Камчатская, 4. — Моложников В. Н. (1975). Кедровый стланик горных ландшафтов Северного Прибайкалья. М., Наука. — Моложников В. Н. (1976). Ассоциации кедрового стланика. В кн.: Тюлина Л. Н. Влажный прибайкальский тип поясности растительности. Новосибирск, Наука. — Нешатаев Ю. Н. (1971). Методика обработки геоботанических описаний в учебной практике кафедры геоботаники Ленинградского университета. В кн.: Методы выделения растительных ассоциаций. Л., Наука. — Нешатаев Ю. Н. (1976). Простейшие алгоритмы для вычисления коэффициента межвидовой сопряженности Бравэ для целей классификации растительности. Бот. ж., 61, 5. — Пивник С. А. (1958). Эколого-биологические особенности кедрового стланика в основных растительных ассоциациях северо-западной части его ареала. Автореф. канд. дис. Л. — Соколов И. А. (1973). Вулканизм и почвообразование. М., Наука. — Сочава В. Б., Лукичева А. Н. (1953). К географии кедрового стланика. ДАН СССР, нов. сер., 90, 6. — Справочник по климату СССР. (1966, 1968). Вып. 27, II, IV. Л. — Стариков Г. Ф., Дьяконов П. Н. (1954). Леса полуострова Камчатки. Изд. 2-е, перераб. Хабаровск, Книжн. изд. — Сукачев В. Н. (1930). Руководство к исследованию типов лесов. Изд. 2-е, перераб. и доп. М.; Л., Сельхозгиз. — Тихомиров Б. А. (1946). К происхождению ассоциации кедрового стланика. В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Тихомиров Б. А. (1949). Кедровый стланик, его биология и использование. Материалы к познанию фауны и флоры СССР, нов. сер., отд. бот., 6 (14). М., Изд. МОИП. — Тихомиров Б. А., Пивник С. А. (1961). Кедровый стланик. Магадан, Магадан. кн. изд. — Трулевич Н. В., Плотникова Л. С. (1974). Растительный покров бассейна реки Паужетки. В кн.: Ботанико-географические районы СССР. Перспективы интродукции растений. М., Наука. — Тюлина Л. Н. (1954). Лиственничные леса северо-восточной части побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта. Тр. БИН АН СССР, сер. III. Геоботаника, 9. — Шенников А. П. (1934). Леса и лесные породы Дальневосточного края. В кн.: Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л., Гослестехиздат. — Hultén E. (1974). The plant cover of Southern Kamtchatka. Arkiv für Botanik, 7, 2—3.

Ленинградский государственный университет.

Получено 14 VI 1982.

УДК 581.3 : 582.912.4

А. С. Козьяков, И. С. Ивченко

К ПОЗНАНИЮ ГЕНЕЗИСА *RHODODENDRON LUTEUM* (*ERICACEAE*)

A. S. KOZIYAKOV, I. S. IVCHENKO. TO THE KNOWLEDGE OF THE GENESIS IN *RHODODENDRON LUTEUM* (*ERICACEAE*)

Обобщены работы, полностью или частично посвященные изучению морфогенетических особенностей *Rhododendron luteum*. Для решения спорного вопроса об историко-генетическом формировании *R. luteum* проведен сравнительно-морфологический анализ популяций вида в пределах основных фрагментов ареала (Полесье и западный Кавказ). Освещаются результаты сопоставления частей вегетативных и генеративных побегов *R. luteum*, показавшие морфогенетическую стабильность вида. В результате морфолого-географического анализа установлено, что известные формы и разновидности *R. luteum* не имеют эколого-ценотической и хорологической приуроченности. Высказаны предположения о развитии и формировании *R. luteum* в различные исторические эпохи.

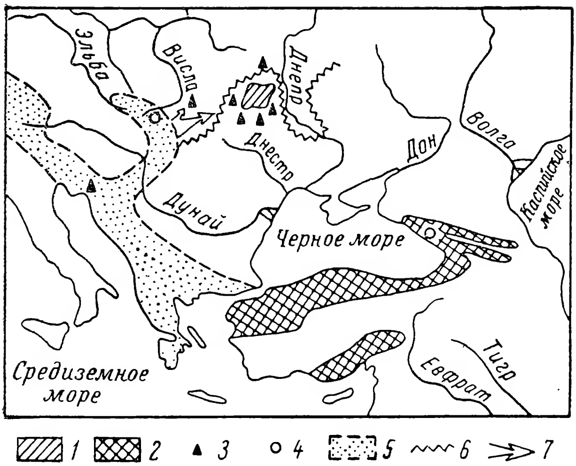
Проблема генезиса *Rhododendron luteum* Sweet издавна привлекала внимание естествоиспытателей. Нет необходимости лишний раз в полном объеме проводить хронологический обзор многочисленных суждений, в основном гипотетического характера, посвященных историко-генетическим особенностям *R. luteum*. Они довольно полно освещены в специальных работах (Барбарич, 1962; Александрова, 1975, и др.). История этих суждений приближается к столетнему рубежу, так как берет начало от работы A. Rehman (1886). Детальный анализ всех последующих доступных источников, полностью или частично посвященных этому вопросу, наряду с современными материалами (70-х и начала 80-х годов) предопределили необходимость их современной интерпретации в плане комплексного флорогенетического изучения *R. luteum*.

Общее распространение *R. luteum* изучено довольно полно (Popova, 1972) (см. рисунок). Новейшие детальные картографические данные в пределах СССР характеризуют полесский (Мякушко, Козьяков, 1980) и кавказский (Долуханов, 1980) фрагменты ареала. Последнюю работу дополняют хорологические материалы по Малой Азии (Stevens, 1978). Известны островные местонахождения *R. luteum* в Центральной Европе (Raciborski, 1909; Szafer, 1913; Mayer, 1958). Уместно напомнить, что именно своеобразие дизъюнктивного ареала *R. luteum* наряду с эдафо-орографической и эколого-ценотической неоднородностью породило дискуссию о его генезисе.

Попытки в связи с этим отыскать в сопредельных регионах близкие виды оказались тщетными. Определенная близость к *R. luteum* отмечена для ряда североамериканских видов секции *Pentanthera* G. Don fil. подрода *Anthodendron* Endl.: *R. arborescens* (Pursh) Torr., *R. calendulaceum* (Michx.) Torr., *R. nudiflorum* (L.) Torr., *R. occidentale* Gray, *R. viscosum* (L.) Torr. (Александрова, 1975), а также для китайского вида *R. molle* (Blume) G. Don fil. Подтверждением близости *R. luteum* и *R. arborescens* могут служить наши находки на Украинском Полесье (Новоград-Волынский р-н Житомирской обл., Городницкое лесничество, кв. 61) древовидных экземпляров *R. luteum*, характеризующихся моноподиальным типом ветвления. Систематическая обособленность *R. luteum* (подрод *Pentanthera* (G. Don fil.) Pojark.: по Пояркова, Буш, 1952) привела В. И. Талиева (1903) к ошибочному, на наш взгляд, предположению о синантропном характере местонахождений вида в европейских регионах.

Следующим логическим действием для флористов и систематиков, изучающих генезис *R. luteum*, было определить возможные закономерности его морфологической изменчивости, которая могла наблюдаться у популяций, обитающих в основных частях ареала. Известно, что подобное сравнение было проведено свыше 30 лет тому назад монографами сем. *Ericaceae*, однако авторы пришли к выводу об отсутствии отличий белорусских и волынских экземпляров от кавказских (Пояркова, Буш, 1952).

Изменчивость *R. luteum* при изучении культурных растений этого вида с Кавказа наблюдал Э. Л. Вольф в Ботаническом саду (Ленинград) и дендрологическом саду Ленинградского лесного института (ныне Лесотехническая акаде-



Общий ареал *Rhododendron luteum*.

Основные районы распространения *R. luteum*: *1* — полесский фрагмент ареала (Мякушко, Козьяков, 1980); *2* — кавказско-малоазиатский фрагмент ареала (Александрова, 1975; Долуханов, 1980); *3* — островные местонахождения в полесском фрагменте ареала (Барбарич, 1953), в Польше (Raciborski, 1909; Szafer, 1975), в Австрийских Альпах (Mayer, 1958); *4* — ископаемые плиоценовые местонахождения: в Западных Карпатах (Szafer, 1975), на Кавказе («Каталог. . .», 1973). *5* — возможное распространение *R. luteum* в Полесье в период рисс-вюрмского оледенения; *6* — граница максимального распространения рисс-вюрмского оледенения; *7* — пути миграции *R. luteum* в Полесье в период рисс-вюрмского оледенения.

мия). В работе 1927 г. он характеризовал изменчивость *R. luteum* по форме, размерам, окраске листьев (в меньшей степени цветков), по их опушению и характеру жилкования, а также по фенологическим особенностям и биоморфологическим отличиям отдельных экземпляров. Вольф выделил несколько разновидностей (var. *glaucum*, var. *discolor*, var. *brevifolium*, var. *latifolium*, var. *acuminatum*), форм (f. *humile*, f. *excelsum*, f. *natum*, f. *pubescens*, f. *pilosum*, f. *glabrescens*, f. *calvescens*, f. *rarifolium*, f. *vestitum*) и многочисленные «варианты». Позднее на абхазском материале изменчивость цветков *R. luteum* исследовал К. Г. Пачулия (1964).

Зная работу Вольфа, Барбарич (1957) на полесском метериале изучал изменчивость *R. luteum* применительно к выделенным им таксонам. Исследования Барбарича не дали существенных результатов для познания генезиса этого вида, так как в распоряжении автора было недостаточно материала: в Полесье он обнаружил лишь var. *glaucum* (Житомирская обл., окр. пгт Олевска и Лугин), поэтому был сделан вывод, что «решение этого вопроса — задача последующих исследований» (Барбарич, 1957 : 38).

Для детального изучения морфологических особенностей *R. luteum* мы просмотрели гербарный материал Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР по Полесью и Кавказу (сборы Мацко, Куксина, Якубчика, Бурчака-Абрамовича, Стецкого, Роговича, Барбарича, Котова, Введенского), а также гербарий И. К. Пачоского по Полесью (Областной краеведческий музей, г. Херсон); исследования были дополнены нашими сборами. Проведено сравнительное изучение листьев и частей цветков *R. luteum* у 280 экземпляров из 45 местонахождений. Для установления характера изменчивости листьев и плодов материал обработан методом вариационной статистики. Линейные измерения цветков не проводили ввиду сложности аппроксимации форм их частей. На гербарном материале оказалось невозможным точно определить окраску листьев и цветков. В связи с тем, что одним из основных решаемых вопросов генезиса *R. luteum* было установление его географической изменчивости (Мамаев, 1972), такие исследования проводили в природе с учетом полесских и кавказских популяций вида. На 260 пробных площадях (из них 157 на Полесье) был отобран соответствующий материал и произведены геоботанические и почвенные описания (размер каждой пробной площади, согласно методике С. Н. Козьякова (1972), составлял 0.1 га). В Полесье пробными площадями охвачен практически весь фрагмент ареала вида и описаны все лесорастительные группировки, на Кавказе — западная часть ареала. Сначала вегетативные и генеративные побеги отбирали с верхней, средней и нижней частей кустарника. Затем, когда в камеральных условиях был установлен низкий коэффициент их вариации, отбор образцов вегетативных и генеративных побегов осуществляли произвольно, независимо от части кустарника.

Для интерпретации полученных данных применен морфолого-географический метод, позволивший производить учет морфологических особенностей объекта преимущественно в широтном направлении при одновременном анализе основных лесорастительных группировок с наличием *R. luteum* (см. таблицу). Такой подход предопределили и результаты ранее проведенных исследований (Мякушко, Козьяков, 1980), свидетельствующие о постепенном уменьшении с запада на восток проективного покрытия *R. luteum* в Полесье. Это говорит в пользу известных гипотез, изложенных в работах Барбарича и Александровой, о некогда сплошном распространении *R. luteum* между центральноевропейским и кавказским (горным) массивами. Мнения авторов этих гипотез не совпадают лишь в определении исторической эпохи, когда такое распространение имело место.

Результаты наших исследований показали стабильность такого признака, как форма листьев. Две наиболее распространенные формы листьев (широколанцетовидная с постепенно суживающейся, заостренной верхушкой и продолговато-яйцевидная с более или менее округлой верхушкой) характерны для популяций обоих фрагментов ареала (Полесье и Кавказ). Форма листьев свидетельствует также о внутрипопуляционной или эндогенной (Мамаев, 1968) изменчивости *R. luteum* в пределах этих двух регионов. По такому признаку, как площадь листовых пластинок, географическая изменчивость не проявляется в достаточной степени ($t < 3$). Как правило, у взрослых листьев сохраняется незначительное опушение, однако у популяций обеих частей ареала оно одинаково ослабленное, неравномерное, в основном на нижней поверхности (волоски с прямыми короткими лучами). В связи с этим, на наш взгляд, особенность опушения листьев *R. luteum* не может служить надежным отличительным признаком. По краю листья бывают как мелкопильчатые, так и почти цельные, всегда сохраняется их реснитчатость, и различия здесь не наблюдаются. Для всех листьев характерно одинаковое перистое жилкование, хорошо выражена центральная жилка и боковые анастомозы. Средние размеры пластинки листа — $10.76 \pm 0.17 \times 3.37 \pm 0.06$ см (Полесье), $10.72 \pm 0.19 \times 3.52 \pm \pm 0.03$ см (Кавказ).

Географическая изменчивость в окраске листьев также не обнаружена. Переход от темно-зеленых (включая var. *glaucum*) к более светлым оттенкам у отдельных экземпляров зависит лишь от степени сомкнутости крон древостоя, что приводит к выводу о связи окраски листьев с освещением. В открытых экотопах листья *R. luteum* нередко приобретают пурпурно-красноватый оттенок. Кроме такой экотипической изменчивости, следует отметить наличие сезонной изменчивости окраски листьев, прослеженной нами на модельных экземплярах. В целом изменчивость данного вида по морфологическим особенностям и окраске листьев носит аберративный характер и не является экологической адаптацией, в то время как синэкологическая и аутэкологическая амплитуды вида достаточно велики.

Не более вариабельными являются и формы частей цветка *R. luteum*, в частности форма долей чашечки, широколинейно-ланцетных и линейно-ланцетных с притупленной верхушкой. У всех популяций на верхней доле отгиба цветка постоянно наблюдается пятно лимонно-оранжевого оттенка. Как правило, сохраняется также железистость чашечки, венчика и завязи.

Окраска цветков, как и листьев, по-видимому, не зависит от географического распространения *R. luteum*, а изменение оттенков венчика от густых, более темных (золотисто-лимонных) к более светлым (пастельным, светло-желтым) особенно заметно при переходе к произрастанию в более высоких горных поясах Северного Кавказа. Кроме того, может проявляться (но в меньшей степени, чем у листьев) эндогенная и сезонная изменчивость окраски цветков.

Не отмечено существенных отличий и каких бы то ни было переходов в морфологических особенностях плодов полесских и кавказских популяций *R. luteum*. Коробочка у тех и других цилиндрическая, продолговатая, с хорошо выраженными ребрами с закругленными краями, состоит из пяти секций. Средние размеры коробочки $1.6 \pm 0.18 \times 0.5 \pm 0.03$ см (Полесье) и $1.7 \pm 0.09 \times \times 0.5 \pm 0.02$ см (Кавказ). Семена золотисто-желтые, орешек округло-яйцевидный или продолговато-эллиптический, окружен слабочешуйчатой, плотноватой крылаткой. Средние размеры семени $1.62 \pm 0.031 \times 1.1 \pm 0.017$ см (Полесье), $1.60 \pm 0.045 \times 1.16 \pm 0.026$ см (Кавказ).

Рододендровые (коренные и производные) ассоциации в полесском и северокавказском фрагментах ареала

	Ассоциации	Состав древесного яруса	Проективное покрытие яруса подлеска, %	Почвы	Число отобранных генеративных и вегетативных образцов
	Полесье				
1	Pinetum rhododendroso-myrtillosum	10С+Б	30—40	Дерново-слабоподзолистые песчаные влажные на флювиогляциальных песках	12
2	Betuletum rhododendroso-myrtilloso-polytrichosum	10Б+С	50—60	Торфянисто-слабоподзолистые грунтово-оглеенные супесчаные влажные на флювиогляциальных отложениях	5
3	Pineto—Quercetum rhododendrosum	7С3Ду	90—95	Торфянисто-слабоподзолистые оглеенные супесчаные сырые на флювиогляциальных отложениях	28
4	Querceto—Pinetum coryloso-rhododendroso-herbosum	I ярус 6Дч3С1Олч, ед. Ос II ярус 8Олч1Б1Ос	40—50	Литогенные дерновые слабооподзоленные глинисто-песчаные влажные на флювиогляциальных отложениях	25
5	Querceto—Pinetum coryloso-rhododendrosum—oxalidosum	I ярус 8Дч2С, ед. Ос Олч II ярус 5Олч 3Б2Ос	40—50	То же	3
6	Alnetum rhododendrosum	10Олч	90—95	Торфянисто-слабоподзолистые оглеенные супесчаные сырые на флювиогляциальных отложениях	10
7	Pinetum rhododendrosum	10С+Б	90—95	Торфянистые оподзоленные поверхностно-оглеенные суглинистые сырые на флювиогляциальных отложениях	30
8	Quercetum rhododendrosum	10Дч+С	90—95	То же	5
9	Pineto—Betuletum rhododendroso-myrtilloso-polytrichosum	6Дч4С	60—70	Дерново-слабоподзолистые грунтово-оглеенные супесчаные влажные на флювиогляциальных отложениях	7
10	Alnetum rhododendroso-herbosum	10Олч+Б, ед. Ос С	20—30	Торфянисто-оподзоленные грунтово-оглеенные глинисто-песчаные сырые на флювиогляциальных отложениях	12
11	Pineto—Betuletum rhododendroso-myrtilloso-polytrichosum	6С 4Б	30—40	Дерново-слабоподзолистые грунтово-оглеенные супесчаные влажные на флювиогляциальных отложениях	10
12	Betuletum rhododendroso-caricosum	10Б, ед. С	30—40	Торфянисто-слабоподзолистые оглеенные супесчаные сырые на флювиогляциальных отложениях	13
13	Pineto—Quercetum rhododendroso-herbosum	7С 3Дч	20—30	Дерново-слабоподзолистые грунтово-оглеенные влажные на флювиогляциальных отложениях	9
	Кавказ				
14	Querceto—Fagetum rhododendroso-pteridiosum	8Д 2Бк	70—80	Бурые горно-лесные оподзоленные свежие	15
15	Quercetum rhododendroso-aegopodiosum	10Д	60—70	То же	7
16	Quercetum coryloso-rhododendroso-pteridioso-caricosum	10Д, ед. Г	10—20	» »	3

Продолжение

	Ассоциации	Состав древесного яруса	Проективное покрытие яруса подлеска, %	Почвы	Число отобранных генеративных и вегетативных образцов
17	Quercetum rhododendroso-herbosum	10Д, ед. С	50—60	Бурые горно-лесные оподзоленные свежие	10
18	Querceto—Carpinetum rhododendroso-convallariosum	9Д, ед. Г	70—80	То же	12
19	Querceto—Abieto—Fagetum rhododendroso-herbosum	7Д 2П 1Бк	10—20	» »	10
20	Querceto—Castaneto—Fagetum rhododendroso-herbosum	6Д 2Кш 2Бк	40—50	» »	25
21	Carpineto—Quercetum-rhododendroso-graminosum	8Г 2Д	20—30	» »	10
22	Fagetum rhododendroso-asperulosum	10Бк, ед. Ил	20—30	» »	16
23	Carpineto—Betuletum rhododendroso-herbosum	5Г 5Б	20—30	» »	12
24	Querceto—Tremuletum rhododendroso-pteridiosum	8Д 2Ос	50—60	» »	5
25	Querceto—Carpineto—Aceretum corylo-so-rhododendroso-herbosum	3Д 5Г 2Кл	10—20	» »	5

Примечание. Буквенные обозначения лесообразующих видов приведены в соответствии с принятыми лесоводственными сокращениями: С — сосна обыкновенная, Б — березы повислая и пушистая (на Кавказе — исключительно первый вид), Д — дубы скальный и черешчатый, Дч — дуб черешчатый, Олч — ольха черная, Ос — осина, Бк — бук восточный, Г — граб обыкновенный, П — пихта кавказская, Кш — каштан посевной, Ил — ильм горный (вяз шершавый), Кл — клен остролистный, знак «+» — долевое участие по фитомассе в ассоциации лесообразующего вида составляет 2—5%; ед. — долевое участие по фитомассе в ассоциации лесообразующего вида составляет менее 2%. При участии вида более 5% общеприняты цифровые обозначения: 1, 2, 3 . . . 10.

Мы считаем, что наши результаты исследования морфологической изменчивости *R. luteum* подтверждают точку зрения Е. Г. Боброва (1980), недавно высказанную по поводу изучения внутривидовой систематики хвойных. Следуя его выводам, мы думаем, что таксономически могут быть закреплены (главным образом в ранге видов и разновидностей) лишь формы, имеющие не только экологическое, но и филогенетическое значение, т. е. зарождающиеся (varietas) или уже организованные (species) географические расы (согласно учению Коржинского—Комарова), которые могут быть объектом систематики. Изучение форм, характеризующихся некоторыми морфологическими отклонениями от типичных образцов видов, но не прослеживающимися в географическом плане, остается в рамках исследования индивидуальной изменчивости, а это — «особая область исследования со своими методами и приемами, отвечающими определенным и специально поставленным задачам искусственного отбора, т. е. практической селекции» (Бобров, 1980 : 1257). Как показано выше, отсутствие закономерной изменчивости у *R. luteum* по целому ряду признаков в широтном направлении в пределах основных фрагментов ареала вида свидетельствует о его морфогенетической стабильности, так как не наблюдается никаких морфологических отклонений, свидетельствующих о продолжающейся эволюционной расовой дифференциации *R. luteum*. Согласно терминологии М. В. Клокова (1977), подразделявшего филоны видового ранга на две основные единицы — морфу и аберрацию, выделенные Вольфом внутривидовые таксоны следует считать аберрациями, т. е. растительными формами, не обособленными не только географически, но и экологически.

Оценивая результаты детального изучения распространения и особенностей изменчивости *R. luteum*, его эдафо-орографическую приуроченность и известные палеоботанические находки, можно высказать ряд новых предположений относительно генезиса вида. Для нас очевидным является существование в прошлом сплошного распространения *R. luteum* в горных регионах Южной Европы (Альпы, Балканы, Карпаты), Малой Азии (за исключением аридной центральной части) и Кавказа. В двух последних регионах значительные массивы *R. luteum* сохраняются поныне, а отдельные изолированные местонахождения в Австрийских Альпах (Mayer, 1958), по-видимому, остатки его более широкого когда-то распространения. Об этом могут свидетельствовать палинологические находки *R. luteum* в Западных Карпатах (Западных Бескидах) около г. Чорштин (Szafer, Sychowa, 1962; Szafer, Oszast, 1964; Szafer, 1975), датированные нижним и верхним плиоценом. В это же время *R. luteum* обитал на Кавказе и, по-видимому, в Малой Азии, что подтверждается нахождением в верхнеплиоценовых отложениях из окрестностей г. Сухуми (Абхазская АССР) отпечатков его листьев («Каталог ископаемых растений Кавказа», 1973). Однако нет никаких палеоботанических данных по районам современного распространения *R. luteum* в равнинных условиях, поэтому предположения о существовании его в Полесье в третичном периоде (Szafer, 1913; Полянская, 1929; Барбарич, 1962, и др.) вызывают сомнения.

Дискуссионным остается и вопрос о путях и времени расселения *R. luteum* в Полесье. Палеоботанически произрастание *R. luteum* между полесским и кавказским фрагментами ареалов не доказано. Обнаруженная А. А. Чигуряевой (Чигуряева, 1951) в бучацких отложениях с. Грушевки (Пятихатского р-на Днепропетровской обл.) пыльца *Ericaceae* (тип Rhododendron—Azalea) отнесена к эоцену, но флора этого периода на Украине должна быть критически пересмотрена (Тахтаджян, 1970). Если и предположить связь этих фрагментов ареалов в третичное время, маловероятным кажется возможность сохранения *R. luteum* на Полесье во время гляциальных катаклизмов, даже учитывая рефугиумную роль Словечанско-Овручской возвышенности (Смик,1974).

Гораздо более естественным представляется путь *R. luteum* на Полесье из западных центрально-европейских регионов; такое предположение разделяет в недавней работе И. Ф. Удра (1982). Мы считаем, что отдельные современные и ископаемые эксклавы *R. luteum*, представляющие там разомкнутую цепочку, некогда имели более целостный вид, и, возможно, являются более древними, чем кавказские. Расстояние между ними и полесским фрагментом ареала гораздо меньше, чем между полесским и кавказским фрагментами. Можно предположить, что благоприятные природные условия интергляциальных периодов способствовали расселению *R. luteum* на восток и в центральную часть Полесья, а климатические и эдафо-орографические изменения значительно сократили площадь массивов *R. luteum* и привели к их дизъюнкции.

В голоцене *R. luteum* благодаря своей эколого-ценотической пластичности образовал известный теперь «остров» на Полесье, причем ограниченное распространение вида на север и юг объясняется отличными от центрально-полесских показателями трофности и влагонасыщенности экотопов Белорусского Полесья, Западной и Правобережной Лесостепи. Расселение *R. luteum* в постгляциальные эпохи в западном и восточном направлениях было, очевидно, более интенсивным, но в позднем голоцене стало ограничиваться антропогенным воздействием. Однако появление в указанных направлениях новых местонахождений *R. luteum* (где он часто произрастает в виде отдельных кустов) свидетельствует о прогрессирующем современном расширении ареала вида в Полесье. Можно предположить, что при умеренном лесохозяйственном воздействии *R. luteum* освоит новые сопредельные территории.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова М. С. (1975). Рододендроны природной флоры СССР. М., Наука. — Барбарич А. І. (1953). Поширення рододендрона жовтого на Українському Поліссі та можливість господарського його використання. Бот. ж. АН УРСР, 10, 2. — Барбарич А. І. (1957). Рід Рододендрон — *Rhododendron* L. В кн.: Флора УРСР, 8. Київ, Изд. АН УРСР. — Барбарич А. І. (1962). Рододендрон жовтий — релікт третинної флори на Українському Поліссі. Укр. бот. ж., 29, 1. — Бобров Е. Г. (1980). Об изучении внутривидовой систематики хвойных. Бот. ж., 65, 9. — Вольф Э. Л. (1927). Изменчивость понтийской азалии — *Rhododendron flavum* Don (*Azalea pontica* L.). Изв. Гл. бот. сада СССР, 2, 6. — Долуханов А. Г. (1980). Колхидский подлесок. Тбилиси, Мецниереба. — Каталог ископаемых растений Кавказа. (1973). I. Тбилиси, Мецниереба. — Козьяков С. Н. (1972). Методика определения проективного покрытия дикорастущих ягодников. Раст. ресурсы, 8, 4. — Клоков М. В. (1977). Род Рогоглавник в аспекте общей биологической дифференциации. Нов. сист. высш. и низш. раст. Киев. — Мамаев С. А. (1968). О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 1. Формы изменчивости. Тр. Инст. экологии растений и животных, УНЦ АН СССР, 64. Свердловск. — Мамаев С. А. (1972). Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., Наука. — Мякушко В. К., Козьяков А. С. (1980). *Rhododendron luteum* (*Ericaceae*) в Полесье. Бот. ж., 65, 7. — Пачулия К. Г. (1964). К вопросу об изучении морфологической изменчивости цветков рододендронов понтийского и желтого. Тр. Сухум. бот. сада, 12. — Полянская О. С. (1929). О распространении азалии на Волыни и в Белоруссии в связи с геологической историей Полесья. Природа, 9. — Пояркова А. И., Буш Е. А. (1952). Род Рододендрон — *Rhododendron* L. В кн.: Флора СССР, 18. М.; Л., Изд. АН СССР. — Смик Г. К. (1974). Особливості поширення рододендрона жовтого (*Rhododendron luteum* Sweet) на Словечансько-Овруцькому кряжі. Укр. бот. ж., 31, 3. — Талиев В. И. (1903). *J. Paczosky.* O formacyach róslynnich i o pochodzeniu flory poleskiej. Изв. СПб. бот. сада, 3, 2. — Тахтаджян А. Л. (1970). Происхождение и расселение цветковых растений. Л., Наука. — Удра И. Ф. (1982). Интерпретация палеогеографической обстановки Полесья и окружающих его районов на основе ботанических данных. Бот. ж., 67, 2. — Чигуряєва А. А. (1951). Матеріали до вивчення еоценової флори України за даними пилкового аналізу. Бот. ж. АН УРСР, 8, 1. — Mayer E. (1958). *Rhododendron luteum* Sweet na jugovzhodnem obrobju Alp. Slov. acad. znan. Classis, 4. Ljubliana. — Popova T. N. (1972). *Rhododendron* L. In: Flora Europaea, 3. Cambridge, Camb. Univ. Press. — Raciborski M. (1909). *Azalea pontica* im Sandomieren Wald und ihre Parasiten. Bul. Acad. Sci. Cracovie, 7. — Rehman A. (1886). Koltina Prypeci i blota pińskie. Ateneum. — Stevens P. F. (1978). *Rhododendron* L. In: Flora of Turkey and the East Aegean Islands, 6. Edinburg, Edin. Univ. Press. — Szafer W. (1913). O niektórych rzadszych róslinach nizu galicyjskiego. Spraw. Kom. Fizjogr., 47. — Szafer W. (1975). General Plant Geography. Warczawa, Polish Scientific Publ. — Szafer W., Oszast J. (1964). The decline of Tertiary plants before the maximal glaciation of the West Carpathians. Lodz. Report of the VIth Intern. Cong. on Quaternary. Warsawa, 1961. — Szafer W., Sychowa M. (1962). Rozmieszczenie geograficzne rozanecznika zoltego w swietle najanowszych badan. Wiad. Bot., 6, 1.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Киев.

Получено 25 III 1982.

УДК 581.12 : 635.64.036

В. В. Таланова, С. Н. Дроздов, А. Ф. Титов, Т. В. Акимова

ДЕЙСТВИЕ И ПОСЛЕДЕЙСТВИЕ ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР НА ДЫХАТЕЛЬНУЮ АКТИВНОСТЬ ЛИСТЬЕВ *LYCOPERSICON ESCULENTUM* (*SOLANACEAE*)

V. V. TALANOVA, S. N. DROZDOV, A. F. TITOV, T. V. AKIMOVA.
THE EFFECT AND AFTER-EFFECT OF EXTREME TEMPERATURES UPON THE RESPIRATIVE ACTIVITY OF LEAVES IN *LYCOPERSICON ESCULENTUM* (*SOLANACEAE*)

Изучена динамика дыхательной и дегидрогеназной активности листьев томата во время действия и последействия закаливающих и повреждающих температур (высоких и низких). Установлено, что закаливание (адаптация) сопровождается изменением интенсивности поглощения кислорода и активности дегидрогеназ. В процессе раззакаливания (реадаптация) дыхание и дегидрогеназная активность возвращаются к исходному уровню. При холодовом закаливании дыхательный коэффициент (ДК) увеличивается. Действие повреждающей температуры приводит к резкому снижению дыхания и дегидрогеназной активности, которые восстанавливаются только в случае кратковременных воздействий.

Дыхание как источник энергии имеет важное значение для процесса адаптации растений к неблагоприятным условиям внешней среды (Рубин, Ладыгина, 1974). В литературе имеются данные о структурных и функциональных изменениях дыхательного аппарата при действии на растения экстремальных температур. Они включают в себя изменение скорости поглощения кислорода (Jensen, 1960; Amin, 1969; Семихатова, 1974; Титова, 1977; Wilson, 1978), нарушение структуры митохондрий (Машанский и др., 1965; Куркова, 1970; Kwiatkowska, 1970), молекулярно-биохимическую модификацию основных митохондриальных ингредиентов, в том числе белков (Хохлова, 1977; Войников, Лузова, 1980) и липидов (Miller et al., 1974; Raison, Chapman, 1976; Войников и др., 1981). В то же время отсутствие параллельных наблюдений за динамикой уровня терморезистентности снижает ценность имеющихся данных, так как теряется возможность разграничения повреждающего и закаливающего эффектов температуры. Кроме того, авторы не всегда дифференцируют действие и последействие изучаемого фактора, хотя, как показывают исследования, реакция растений на закаливающие и повреждающие температуры (Сычева и др., 1980), равно как реакция во время их действия и последействия (Семихатова, 1956; Сычева и др., 1980), могут различаться.

Учитывая все сказанное, мы поставили своей задачей изучить действие и последействие закаливающих и повреждающих температур на дыхательную активность листьев *Lycopersicon esculentum* Mill., а также ее изменения в процессе реадаптации (раззакаливания).

Материал и методика

Растения томата сорта Московский осенний выращивали в вегетационной камере при температуре воздуха 25 °C, его относительной влажности 60—70%, освещенности около 10 клк, фотопериоде 14 ч и поливе питательным раствором (pH 6.5). Растения, достигшие фазы 3 настоящих листьев, подвергали в течение 1—7 сут действию закаливающей (8, 40°) или повреждающей (4, 45°) температур. Остальные условия среды сохранялись без изменений. По окончании действия закаливающих температур растения для раззакаливания помещали в камеру с температурой 25° на 5—6 сут. Интенсивность и продолжительность воздействия выбраны на основе предварительных исследований (Таланова, Титов, 1981).

Терморезистентность растений определяли по температуре гибели 50% клеток паренхимы листьев ($ЛТ_{50}$), высечки из которых при анализе холодо- и теплоустойчивости в течение 5 мин соответственно промораживали в термоэлектрическом микрохолодильнике (Дроздов и др., 1976) или прогревали в термостате Геплера (Александров, 1963). Количество погибших клеток определяли с помощью светового микроскопа по коагуляции протоплазмы.

Интенсивность дыхания измеряли манометрически в аппарате Варбурга. Дыхательный коэффициент (ДК) определяли прямым методом Варбурга. Активность дегидрогеназ оценивали по восстановлению 2,3,5-трифенилтетразолия хлористого до формазана (Пыльнев, 1964). Для всех анализов использовали второй настоящий лист, закончивший рост.

Повторность в пределах одного варианта 3—6-кратная, каждый вариант повторяли не менее двух раз. Полученные данные обработаны статистически.

Результаты и обсуждение

Анализ динамики терморезистентности и дыхательной активности листьев при термическом закаливании показал следующее. Воздействие температуры 8° уже через сутки приводило к повышению холодоустойчивости (рис. 1, *А*). С увеличением экспозиции величина закалки возрастала и достигала максимума через 3—5 сут. После возвращения растений в оптимальные для роста условия (25°) их холодоустойчивость в течение 5 сут снижалась до исходного уровня.

Вместе с изменением устойчивости при закаливании и раззакаливании растений изменялась дыхательная активность листьев. В ходе закаливания интенсивность поглощения кислорода снижалась (рис. 1, *Б*), а ДК увеличивался (рис. 1, *В*). После холодового закаливания наблюдалась резкая активация дыхания, степень которой зависела от продолжительности действия закали-

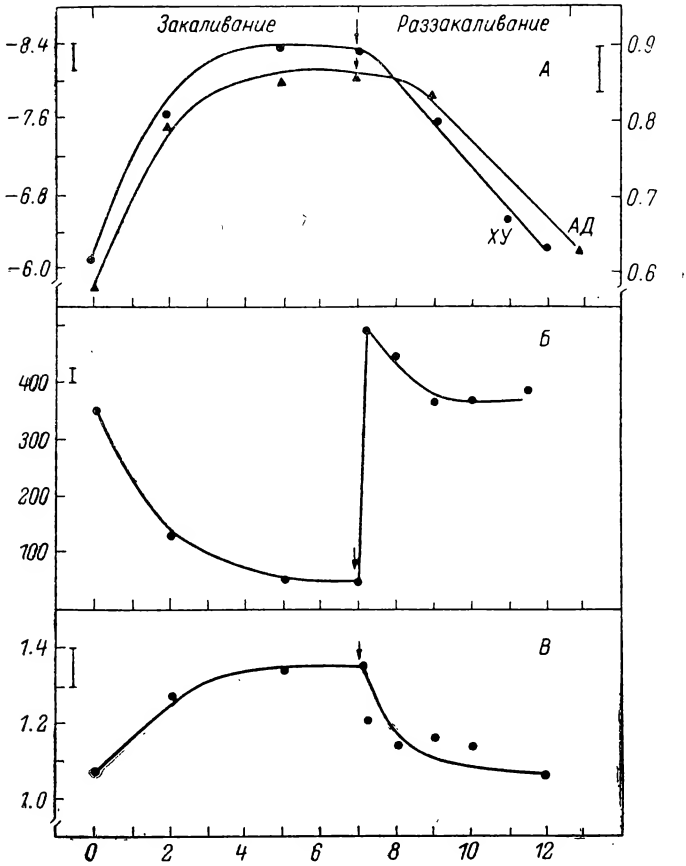


Рис. 1. Динамика холодоустойчивости и активности дегидрогеназ (*А*), интенсивности дыхания (*Б*) и дыхательного коэффициента (*В*) в процессе холодового закаливания и раззакаливания *Lycopersicon esculentum*.

На оси абсцисс — экспозиция, сут. *Стрелки* указывают переход от 8 к 25 °С. *На осях ординат*: *А*, *слева* — холодоустойчивость (*ХУ*), $ЛТ_{50}$, °С; *справа* — активность дегидрогеназ (*АД*), ед. опт. плотности; *Б* — интенсивность дыхания, мкл O_2/г сыр. веса·ч; *В* — дыхательный коэффициент.

вающей температуры (рис. 2). В дальнейшем количество поглощаемого кислорода и ДК снижались до исходного уровня. Активность дегидрогеназ в ходе всего эксперимента менялась параллельно изменению холодоустойчивости (рис. 1, *А*).

Тепловое закаливание требовало меньшего времени, чем холодовое. Увеличение теплоустойчивости листьев отмечено через 12 ч после начала действия повышенной температуры, а максимальный закаливающий эффект достигался уже в течение первых суток (рис. 3, *А*). Процесс раззакаливания, так же как и после холодовой закалки, занимал около 5 сут. Одновременно с повышением или снижением терморезистентности происходили такие же изменения активности дегидрогеназ.

Поглощение кислорода в процессе теплового закаливания усиливалось (рис. 3, *Б*), а при раззакаливании снижалось и достигало исходного уровня за 3—4 дня. Воздействие высоких закаливающих температур не вызывало изменения ДК (рис. 3, *В*).

Динамика терморезистентности, а также интенсивности дыхания и дегидрогеназной активности при повреждающих температурах представлена на рис. 4. Действие температуры 4° приводило к резкому снижению холодоустойчивости и активности дегидрогеназ. Интенсивность поглощения кислорода листьями и способность к ее восстановлению после прекращения охлаждения снижались по мере удлинения экспозиции при 4°. Сходный характер носили изменения уровня теплоустойчивости, интенсивности дыхания и активности дегидрогеназ при повреждающей высокой температуре. Влияние последней проявлялось

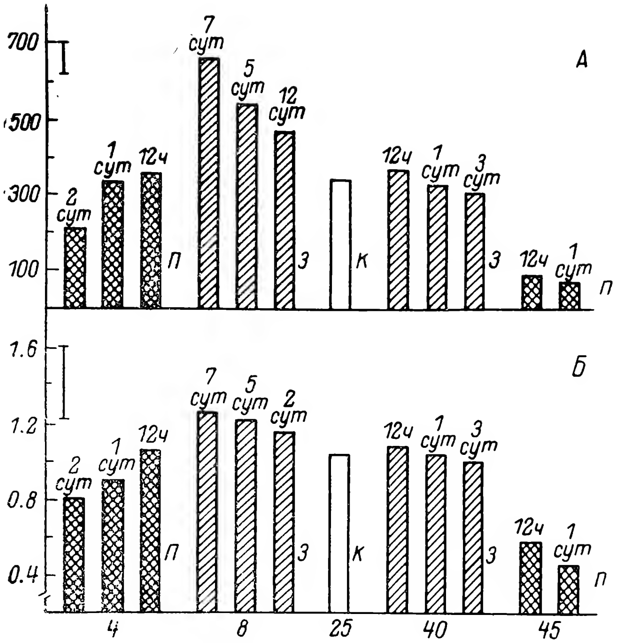


Рис. 2. Интенсивность дыхания (*А*) и дыхательный коэффициент (*Б*) после действия на *Lycopersicon esculentum* закаливающих и повреждающих температур.

Над столбиками указаны экспозиции (часы — ч, сутки — сут); *по оси абсцисс* — температура воздействия, °С. Интенсивность дыхания (мкл O_2/г сыр. веса·ч) и дыхательный коэффициент определяли при 25° через 3 ч после действия закаливающих или повреждающих температур. *К* — контроль, *З* — закаливание, *П* — повреждение.

уже через 12 ч после начала действия. ДК при повреждающих температурах имел тенденцию к снижению.

Таким образом, результаты опытов свидетельствуют о тесной взаимосвязи между процессами формирования терморезистентности растений и дыханием. В ходе холодового закаливания одновременно с повышением устойчивости снижается интенсивность поглощения кислорода и увеличиваются ДК и активность дегидрогеназ. В процессе теплового закаливания интенсивность дыхания и активность дегидрогеназ растет, а ДК не меняется. При раззакаливании растений снижение устойчивости сопровождается уменьшением активности дегидрогеназ, а количество поглощаемого кислорода возвращается к исходному уровню.

По-видимому, наблюдаемые изменения являются необходимым элементом процесса адаптации, так как формирование повышенной устойчивости требует определенных энергетических затрат (Семихатова, 1974). По своему характеру подобные изменения могут быть как функциональными (среди которых описанные выше), так и структурными. Можно полагать, что одной из причин наблюдаемых изменений является модификация активности ферментных систем, участвующих в дыхании. Так, ряд авторов указывают на рост активности дегидрогеназ в процессе повышения устойчивости растений к холоду (Сысоев, Красная, 1968; Щербакова, 1974) и теплу (Щербакова, 1974). При этом возможно появление новых изоферментов (Krasnuk et al., 1978). В других работах приводятся данные об усилении активности таких окислительно-восстановительных ферментов, как пероксидаза, каталаза, полифенолоксидаза, цитохромоксидаза, и изменении их изозимных спектров при термическом закаливании различных видов растений (Roberts, 1969; Титов, 1978).

Что касается структурной реорганизации дыхательной системы при термоадаптации, то в литературе имеются сведения об увеличении поверхности митохондриальных мембран (Балагурова и др., 1980) и изменении их качественного состава за счет биосинтеза белков (Хохлова, 1977; Войников, Лузова, 1980) и накопления липидов (Miller et al., 1974; Raison, Chapman, 1976; Нюппиева и др., 1980).

Процесс раззакаливания, как показали результаты наших опытов, также сопровождается изменением интенсивности поглощения кислорода, снижением активности дегидрогеназ, а также изменениями активности транскрипционно-трансляционной системы (Титов и др., 1981), содержания углеводов и свободных аминокислот, особенно пролина и глютатиона (Бабенко, 1968), и водного обмена (Gusta, Fowler, 1976).

При действии высоких и низких повреждающих температур происходит резкое снижение интенсивности дыхания, а следовательно, энергетического обеспечения клетки и активности дегидрогеназ. Это, а также нарушение структуры и функции мембран (Leopold, Musgrave, 1979) вследствие перехода липи-

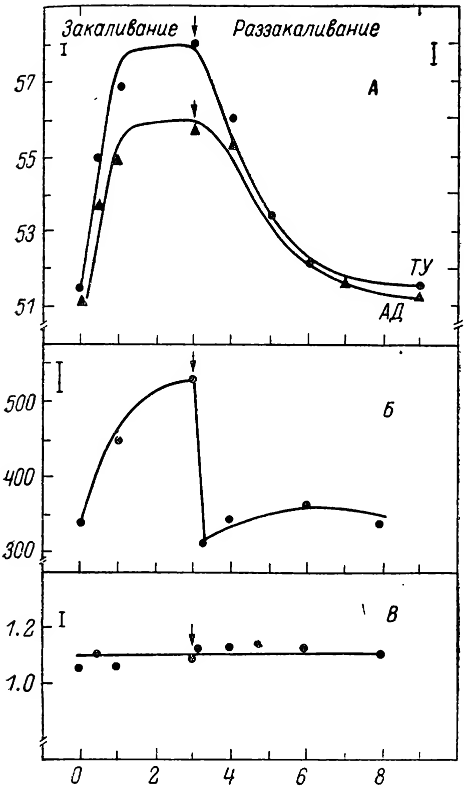


Рис. 3. Динамика теплоустойчивости и активности дегидрогеназ (*А*), интенсивности дыхания (*Б*) и дыхательного коэффициента (*В*) в процессе теплового закаливания и раззакаливания *Lycopersicon esculentum.*

На оси абсцисс — экспозиция, сут. *На осях ординат*: *А*, *слева* — теплоустойчивость (*ТУ*), ЛТ$_{50}$, °С; *справа* — активность дегидрогеназ (*АД*), ед. опт. плотности; *Б* — интенсивность дыхания, мкл O_2/г сыр. веса·ч; *В* — дыхательный коэффициент. Интенсивность дыхания измеряли при 40 (закаливание) и 25° (раззакаливание).

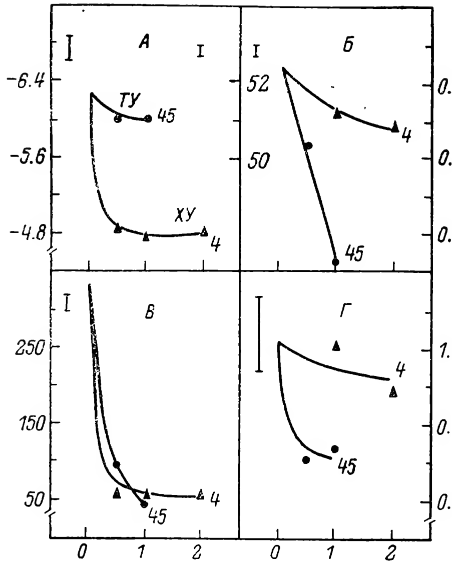


Рис. 4. Динамика холодо- и теплоустойчивости (*А*), активности дегидрогеназ (*Б*), интенсивности дыхания (*В*) и дыхательного коэффициента (*Г*) при действии на *Lycopersicon esculentum* повреждающих температур.

На оси абсцисс: экспозиция при 4 и 45°, сут. *На осях ординат*: *А*, *слева* — холодоустойчивость (*ХУ*), ЛТ$_{50}$, °С; *справа* — теплоустойчивость (*ТУ*), ЛТ$_{50}$, °С; *Б* — активность дегидрогеназ, ед. опт. плотности; *В* — интенсивность дыхания, мкл O_2/г сыр. веса·ч; *Г* — дыхательный коэффициент.

дов в нефункционирующую кристаллическую форму (Lyons, 1973; Christiansen, 1979) и изменения белковых компонентов (Palta, Li, 1980) приводят к снижению терморезистентности и повреждению растений.

В целом результаты проведенных исследований свидетельствуют о различном влиянии экстремальных температур на дыхание теплолюбивых растений. Последнее определяется тем, закаливающий или повреждающий эффект оказывает температура на растение. В случае закаливания происходят изменения дыхательного процесса, которые, по-видимому, связаны с повышением устойчивости. Обратный процесс — раззакаливание — также сопровождается изменением дыхания. Повреждающие температуры вызывают нарушения дыхательной системы, которые поддаются восстановлению только в случае кратковременных воздействий. Кроме этого, полученные данные подтверждают мнение о необходимости строго дифференцировать действие и последействие температуры (Семихатова, 1956).

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. (1963). Цитофизиологические и цитоэкологические исследования устойчивости растительных клеток к действию высоких и низких температур. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 4, 16. — Бабенко В. И. (1968). Влияние условий закаливания на процессы обмена у растений озимой пшеницы. В кн.: Приемы и методы повышения зимостойкости озимых зерновых культур. М., Колос. — Балагурова Н. И., Дроздов С. Н., Тихова М. А., Сулимова Г. М. (1980). Влияние низких положительных и отрицательных температур на ультраструктуру клеток листьев картофеля. Бот. ж., 65, 8. — Войников В. К., Лузова Г. В. (1980). Участие ядерных и цитоплазматических факторов в регуляции энергетической активности митохондрий озимых злаков при гипотермии. В кн.: Физиология устойчивости растений к низким температурам и заморозкам. Иркутск. — Войников В. К., Лузова Г. В., Лемзяков В. П. (1981). Действие холода на количество свободных жирных кислот и активность митохондрий у озимой ржи. Физиол. раст., 28, 1. — Дроздов С. Н., Курец В. К., Будыкина Н. П., Балагурова Н. И. (1976). Определение устойчивости растений к заморозкам. В кн.: Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л., Колос. — Куркова Е. Б. (1970). Изменение ультраструктуры клеток различных по холодостойкости сортов огурцов. Физиол. и биохим. культ. раст., 2, 4. — Машанский В. Ф., Семихатова О. А., Бушуева Т. М. (1965). О связи морфологических и биохимических признаков повреждения митохондрий. Бот. ж., 50, 5. — Нюппиева К. А., Дроздов С. Н., Маркова Л. В., Баранова В. В. (1980). Влияние температуры и освещенности на состав и содержание липидов в листьях и их субклеточных структурах овсяницы. В кн.: Физиологические аспекты формирования терморезистентности и продуктивности сельскохозяйственных растений. Петрозаводск. — Пыльнев В. М. (1964). Вакуум-инфильтрационный микрометод определения активности дегидрогеназ в живых тканях. Биохимия, 29, 5. — Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. (1974). Физиология и биохимия дыхания растений. М., Изд. МГУ. — Семихатова О. А. (1956). Об изменениях дыхания растений Памира от резкой смены температуры. Тр. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, сер. 4, 11. — Семихатова О. А. (1974). Энергетика дыхания растений при повышенных температурах. Л., Наука. — Сысоев А. Ф., Красная Т. С. (1968). Ферментативный метод оценки морозостойкости пшеницы. В кн.: Приемы и методы повышения зимостойкости озимых зерновых культур. М., Колос. — Сычева З. Ф., Васюкова В. А., Хилков Н. И. (1980). Действие и последействие холодового закаливания на дыхание активно вегетирующих растений. В кн.: Физиологические аспекты формирования терморезистентности и продуктивности сельскохозяйственных растений. Петрозаводск. — Таланова В. В., Титов А. Ф. (1981). Некоторые закономерности изменчивости холодо- и теплоустойчивости листьев томата под влиянием температуры. Биол. науки. (Рукопись деп. в ВИНИТИ 5.08.81, № 3931-81 ДЕП). — Титов А. Ф. (1978). Полиморфизм ферментных систем и устойчивость растений к экстремальным (низким) температурам. Усп. совр. биол., 85, 1. — Титов А. Ф., Дроздов С. Н., Критенко С. П. (1981). Зависимость между индуцированной терморезистентностью растений огурца и функциональной активностью внутриклеточных систем транскрипции и трансляции Докл. ВАСХНИЛ, 7. — Титова З. В. (1977). Регуляция дыхания растительных митохондрий в норме и при пониженной температуре. Автореф. канд. дис. М. — Хохлова Л. П. (1977). О функциональном состоянии митохондрий в связи с содержанием и структурой белкового комплекса при адаптации озимой пшеницы к низкой температуре. В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск. — Щербакова А. М. (1974). Влияние тепловой и холодовой закалок на теплоустойчивость белков озимой пшеницы. Автореф. канд. дис. Л. — Amin J. V. (1969). Some aspects of respiration and respiration inhibitors in low temperature effects of the cotton plants. Physiol. Plant., 22, 6. — Christiansen M. N. (1979). Physiological bases for resistance to chilling. Hort. Sci., 14, 5. — Gusta L. V., Fowler D. B. (1976). Effect of temperature on dehardening of winter cereals. Can. J. Plant Sci., 56, 3. — Jensen G. (1960). Effect of temperature on the respiration of intact root systems. Plant Physiol., 13, 4. — Krasnuk M., Jung G. A., Witham F. H. (1978). Dehydrogenase levels in cold-tolerant and cold-sensitive alfalfa. Agron. J., 70, 4. — Kwiatkowska M. (1970). Cold induced changes in the morphology of mitochondria in coleoptiles of corn of different frost resistance. Acta Soc. Bot. Polon., 39, 2. — Leopold A. C., Musgrave M. E. (1979). Respiratory changes with chilling injury of soybeans. Plant Physiol., 64, 5. — Lyons J. M. (1973). Chilling injury in plants. Ann. Rev. Plant Physiol., 24. — Miller R. W., Roche J., Pomeroy M. K. (1974). Structural and functional responces of wheat mitohondrial membranes to growth at low temperatures. Plant Physiol., 53, 3. — Palta J. P., Li P. H. (1980). Alterations in membrane transport properties by freezing injury in herbaceous plants. Evidence against rupture theory. Physiol. Plant., 50, 2. — Raison J. K., Chapman E. A. (1976). Membrane phase changes in chilling-sensitive *Vigna radiata* and their significance to growth. Aust. J. Plant Physiol., 3, 3. — Roberts D. W. A. (1969). Some possible roles for isozymic substitutions during cold hardening in plants. Int. Rev. Cytol., 26. — Wilson J. M. (1978). Leaf respiration and ATP levels at chilling temperatures. New Phytol., 80, 2.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 4 II 1982.

УДК 581.4 : 582.669.2

В. А. Шулц

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РОДА *BOLBOSAPONARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*) И ЕГО СИСТЕМА

V. A. SHULTZ. MORPHOLOGICAL PECULIARITIES OF THE GENUS *BOLBOSAPONARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*) AND ITS SYSTEM

Рассматриваются морфологические особенности среднеазиатского рода *Bolbosaponaria*, подтверждается его самостоятельность, публикуются результаты критического изучения таксономии этого рода. Предложена новая система рода, включающего 7 видов. Впервые он разделен на 2 секции — *Fedtschenkoanae* и *Bolbosaponaria*.

Род *Bolbosaponaria* Bondar. был недавно выделен О. Н. Бондаренко (1971) в составе 6 видов, ранее относимых к родам *Saponaria* L. s. l. и *Gypsophila* L. Позднее он был дополнен видом, описанным нами (Шулц, 1983) из Южного Таджикистана. Ранее на обособленность части видов рода *Gypsophila* обратил внимание Г. А. Преображенский (1916).

Бондаренко отличает свой род от родов *Saponaria* s. str. и *Gypsophila* наличием у него клубневидных утолщений на корнях растений. Кроме того, от рода *Gypsophila* она отличает его иной формой чашечки, а от *Saponaria* — отсутствием придатков при основании отгиба лепестков и иными (тупыми) зубцами чашечки.

Следует заметить, что даже в роде *Saponaria* s. str. наличие придатков у основания отгиба лепестков не может быть ведущим отличительным признаком, так как у некоторых видов этого рода — *S. orientalis* L., *S. viscosa* C. A. Mey. — они совсем отсутствуют. Если же оценивать значение формы чашечки, то это скорее секционный, а не родовой признак для рода *Bolbosaponaria*.

Дополнительное изучение видов рода *Bolbosaponaria*, проведенное нами, позволяет утверждать правомерность выделения этого рода на основании не только особенностей строения подземных органов, но и отличий в морфологии генеративных органов и анатомии эпидермы листьев. Кроме того, у видов рода *Bolbosaponaria* отсутствуют крыловидные выросты на ноготке лепестков и своеобразен способ вскрывания коробочки.

Таким образом, по нашему мнению, род *Bolbosaponaria* отличается от рода *Saponaria* s. str. чашечкой с перепончатыми полосами (а не целиком травянистой), лепестками без крыловидных выростов на ноготке лепестка и без придатков при основании его отгиба, а также коробочкой, вскрывающейся 4 створками (а не 4 зубчиками). Обособленность рода подтверждается более или менее прямолинейным (а не извилистым) очертанием клеток эпидермы листа.

Эволюция в роде *Bolbosaponaria* проходила, по-видимому, в сухих и жарких условиях предгорий и низкогорий Средней Азии. Можно предполагать, что центром видового многообразия, а может быть, и происхождения является район Центрального и Южного Таджикистана.

Несомненно параллельно с экологической адаптацией происходила и морфологическая специализация подземных органов — образовывались клубневидные утолщения на корнях, которые являются приспособлением для перезимовки и отложения запасных питательных веществ.

Род *Bolbosaponaria* делится нами на 2 секции — *Fedtschenkoanae* и *Bolbosaponaria*. Для их разграничения в качестве основного признака можно использовать форму завязи и чашечки, соотношение длины чашечки и коробочки, что в совокупности с другими морфологическими признаками позволяет четко различать секции.

В заключение приводим уточненную характеристику рода *Bolbosaponaria* и его систему.

Bolbosaponaria Bondar. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 327, 291. — *Gypsophila* L. sect. *Bucharicae* B. Fedtsch. 1911, Герб. Туркест. фл. 1 : 7 (отд.

оттиск); Б. Федч. 1912, Тр. Петерб. бот. сада, 32, 1 : 7; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 771, p. p. — *Gypsophila* L. subgen. *Pseudosaponaria* auct. non F. Williams: Barkoudah, 1962, Wentia, 9 : 45, 148, p. p. — Клубнемыльнянка.

Цветки обоеполые, актиноморфные, 5-членные. Чашечка сроснолистная, 5-зубчатая, с перепончатыми полосами до основания. Лепестки свободные; пластинка отгиба постепенно или более или менее резко переходит в узко- или ширококлиновидный ноготок; крыловидные выросты на ноготке и придатки при основании пластинки отгиба отсутствуют. Тычинок 10, в двух кругах, с очень длинными тычиночными нитями; пыльники эллиптические. Завязь верхняя, одногнездная, из двух плодолистиков, с центральной плацентацией, с 2 столбиками. Плод — одногнездная, мало- или многосемянная яйцевидная коробочка без карпофора, вскрывающаяся 4 створками. Многолетние травянистые растения с цельнокрайными, супротивными, сидячими листьями. Корневище деревянистое, ветвистое, длинное, прерывчато-клубневидно утолщенное.

Тип: *B. sewerzowii* (Regel et Schmalh.) Bondar.

Эндемичный среднеазиатский род. Содержит 7 видов, распространенных в горах Памиро-Алая и Западного Тянь-Шаня.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Растения совершенно голые (очень редко чашечка опушена, но тогда отсутствуют железистые волоски в развилинах стебля) или с рассеянными, короткими, железистыми волосками в развилинах стебля . . . . . . 2.
— Растения сплошь опушенные или опушение имеется только в соцветиях . . . . 3.
2. Чашечка трубчатая, 6—11 мм дл. Лепестки 12—16 мм дл. Пыльцевые зерна 12-поровые . . . . 7. *B. bucharica*.
— Чашечка колокольчатая, 3—4 мм дл. Лепестки 6—9 мм дл. Пыльцевые зерна (8)12-поровые . . . . 3. *B. intricata*.
3. Растения в нижней части голые, в соцветиях опушены железистыми волосками . . . . 4.
— Растения сплошь покрыты короткими или длинными волосками . . . . 6.
4. Чашечка трубчатая, 9.5—18 мм дл. . . . . 5.
— Чашечка колокольчато-трубчатая, 5—7 мм дл. . . . . . . 2. *B. villosa*.
5. Лепестки продолговато-лопатчатые, с невыраженным переходом отгиба в ноготок. Листья узко- или линейно-ланцетные, иногда узкотреугольные. Пыльцевые зерна 8-поровые . . . . 5. *B. kafirniganica*.
— Лепестки треугольно-клиновидные, с отгибом, более или менее резко переходящим в клиновидный ноготок. Листья треугольные или продолговато-треугольные, иногда заостренно-яйцевидные, с сердцевидным основанием. Пыльцевые зерна 12-поровые . . . . 4. *B. sewerzowii*.
6. Чашечка трубчатая, 8—14 мм дл. Соцветие опушено короткими железистыми волосками, а стебель — короткими сероватыми волосками. Пыльцевые зерна 12-поровые . . . . 6. *B. babatagi*.
— Чашечка колокольчато-трубчатая, 6—8 мм дл. Растение сплошь опушено длинными, оттопыренными, железистыми волосками. Пыльцевые зерна 8-поровые . . . . 1. *B. fedtschenkoana*.

Секция 1. **Fedtschenkoanae V. A. Shultz sect. nov.** — Calyx campanulatus vel breviter campanulato-tubulosus. Ovarium orbiculatum vel obovatum. Capsula calyce paulo brevior vel ei aequilonga.

Typus: *B. fedtschenkoana* (Schischk.) Bondar.

Чашечка колокольчатая или коротколокольчато-трубчатая. Завязь округлая или обратнояйцевидная. Коробочка немного короче чашечки или одинаковой длины с нею.

Тип: *B. fedtschenkoana* (Schischk.) Bondar.

1. *B. fedtschenkoana* (Schischk.) Bondar. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 292. — *Gypsophila fedtschenkoana* Schischk. 1926, Бот. мат. (Ленинград) 6, 3 : 52; Шишк. 1932, Список раст. Герб. фл. СССР, 9 : 98, № 2986; он же, 1936,

Фл. СССР, 6 : 770; Введ. 1953, Фл. Узбек. 2 : 404; Е. Никит. 1955, Фл. КиргССР, 5 : 153; Barkoudah, 1962, Wentia, 9 : 150; Овч. 1968, Фл. ТаджССР, 3 : 602. — Клубнемыльнянка Федченко.

Лектотип: Киргизская ССР, уроч. Тогуз-тороу, терраса р. Кургат, близ с. Талды-Булак, 10 VI 1913, В. В. Сапожников (LE).

Встречается на каменистых и щебнистых склонах, на известняковых и гипсированных обнажениях, в полусаваннах (эфемерово-крупнотравных, эфемерово-камолевых), на залежах и в древесно-кустарниковых группировках (в фисташниках, калафаковых багрянниках, миндальниках и арчовниках) в поясе полусаванн и шибляка на высотах 1000—1900 м над ур. м.

Распространение. Восток Узбекской ССР, Киргизская ССР, Таджикская ССР (хребты Гардани-Ушти, Каратегинский, Фаркак, Каратау).

2. *B. villosa* (Barkoudah) Bondar. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 292. — *Gypsophila villosa* Barkoudah, 1962, Wentia, 9 : 151. — Клубнемыльнянка мохнатая.

Тип: Таджикская ССР, вершина хребта Бабатаг, между Бибичоко и Ойбулаком, на склоне под обнажениями гипсов, 1850 м над ур. м., 11 VI 1938, № 349, И. А. Линчевский (LE).

Встречается на каменистых и щебнистых склонах, на гипсовых и известняковых обнажениях, в эфемерово-высокотравных и древесно-кустарниковых группировках на высотах 800—2000 м над ур. м.

Распространение. Таджикская ССР (хребты Гардани-Ушти, Сарсаряк, Газимайлик, Каратау), восток Узбекской ССР.

3. *B. intricata* (Franch.) Bondar. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 291. — *Gypsophila intricata* Franch. 1883, Ann. Sci. Nat. (Paris), sér. 6, 15 : 238; F. Williams, 1889, Journ. Bot. (London) 27 : 329; О. и Б. Федч. 1909, Переч. раст. Туркест. 2 : 109; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 771; Введ. 1953, Фл. Узбек. 2 : 404; Е. Никит. 1955, Фл. КиргССР, 5 : 154; Barkoudah, 1962, Wentia, 9 : 156; Овч. 1968, Фл. ТаджССР, 3 : 603. — Клубнемыльнянка спутанная.

Тип: «Pamir-Alai: Tshukalik opposite Urmitan, Capus 202» (P, non vidi).

Встречается на глинистых, известняковых, щебнистых и каменистых склонах, на обнажениях пестроцветов в поясах пустынь, полусаванн и шибляка на высотах 1000—2700 м над ур. м.

Распространение. Узбекская ССР (Ферганская обл.), Киргизская ССР (Ошская обл.), Таджикская ССР (хребты Туркестанский, Зеравшанский, Газимайлик).

Секция 2. *Bolbosaponaria*. — Calyx longe tubulosus, latitudine eius 4—5-plo longior. Ovarium oblongum. Capsula calyce $^1/_3$—$^1/_2$ brevior.

Typus: typus generis.

Чашечка длиннотрубчатая, в 4—5 раза длиннее ее ширины. Завязь продолговатая. Коробочка короче на $^1/_3$—$^1/_2$ чашечки.

Тип: тип рода.

4. *B. sewerzowii* (Regel et Schmalh.) Bondar. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 292. — *Saponaria sewerzowii* Regel et Schmalh. 1877, Тр. Петерб. бот. сада, 5, 1 : 246; О. и Б. Федч. 1909, Переч. раст. Туркест. 2 : 111; Simmler, 1910, Monogr. Gatt. Saponaria : 25, 67; Преобр. 1916, Вестн. русск. фл. 2, 4 : 235; Горшк. 1936, Фл. СССР, 6 : 867; Введ. 1953, Фл. Узбек. 2 : 425; Е. Никит. 1955, Фл. КиргССР, 5 : 170; Б. М. Комаров, 1967, Опред. раст. Сев. Тадж. : 198; Овч. 1968, Фл. ТаджССР, 3 : 636. — Клубнемыльнянка Северцова.

Тип: Таджикская ССР, Каратау, предгорье Кхарлатау, Н. А. Северцов (LE).

Встречается на каменистых и щебнистых склонах, на красных глинах и гипсовых обнажениях, в фисташниках и полынно-эфемеровых группировках в поясе полусаванн и шибляка на высотах 600—2200 м над ур. м.

Распространение. Восток Туркменской ССР, юг и восток Узбекской ССР, юг Киргизской ССР, Центральный и Южный Таджикистан.

5. *B. kafirniganica* V. A. Shultz, 1983, Бот. журн. 68, 2 : 214. — Клубнемыльнянка кафирниганская.

Тип: Южный Таджикистан, горы Ходжа-Казиан, к востоку от кишлака Ляйлякуя, гипсированные склоны, 21 V 1960, № 193, В. П. Бочанцев и Т. В. Егорова (LE).

Встречается на гипсированных, щебнистых и каменистых склонах на высотах 1400—1700 м над ур. м.

Распространение. Таджикская ССР (хребты Ренгентау, Гардани-Ушти, горы Ходжа-Казиан).

6. *B. babatagi* (Ovcz.) Bondar. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 292. — *Saponaria babatagi* Ovcz. 1968, Фл. ТаджССР, 3 : 665, 638. — Клубнемыльнянка бабатагская.

Тип: Южный Таджикистан, глинистые адыры к северо-западу от оконечности Аруктау, 650 м над ур. м., 30 IV 1939, Ю. Юдин и О. Бодиско (LE).

Встречается на глинистых и известняковых обнажениях, на красных песчаниках и скалах, в полынно-эфемеровых группировках в поясе полусаванн и шибляка на высотах 450—1500 м над ур. м.

Распространение. Таджикская ССР (хребты Бабатаг, Аруктау).

7. *B. bucharica* (B. Fedtsch.) Bondar. 1971, Опред. раст. Ср. Азии, 2 : 292. — *Gypsophila bucharica* B. Fedtsch. 1911, Герб. Туркест. фл. 1 : 7 (отд. оттиск); Б. Федч. 1912, Тр. Петерб. бот. сада, 32, 1 : 7; Шишк. 1936, Фл. СССР, 6 : 771; Barkoudah, 1962, Wentia, 9 : 155. — *Saponaria bucharica* (B. Fedtsch.) Preobr. 1916, Вестн. русск. фл. 2, 4 : 235; Овч. 1968, Фл. ТаджССР, 3 : 639. — Клубнемыльнянка бухарская.

Тип: «Бухарское ханство, Бальджуанское бекство, в горах у кишлака Тут-Каул, на р. Вахш, 8 V 1906, Г. Г. Моррень» (LE).

Встречается на сухих каменистых и гипсоносных склонах, в фисташниках в поясе шибляка и полусаванн на высотах 400—2000 м над ур. м.

Распространение. Таджикская ССР (хребты Сурхо, Санглок).

ЛИТЕРАТУРА

Бондаренко О. Н. (1971). Род *Bolbosaponaria* Bond. — Клубнемыльнянка. В кн.: Определитель растений Средней Азии, 2. Ташкент, Фан. — Преображенский Г. А. (1916). О систематическом положении *Gypsophila boisieriana* Hsskn. et Bornm. и близких видов. Вестн. русской флоры, 2, 4. — Шулц В. А. (1983). Новый вид рода *Bolbosaponaria* (*Caryophyllaceae*) из Таджикской ССР. Бот. ж., 68, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 XII 1982.

УДК 581.43 : 582.912.4

Л. А. Кирикова

РАЗМЕЩЕНИЕ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ *CALLUNA VULGARIS* И *VACCINIUM VITIS-IDAEA* (*ERICACEAE*) В ЗЕЛЕНОМОШНО-ЛИШАЙНИКОВОМ СОСНЯКЕ

L. A. KIRIKOVA. THE ARRANGEMENT OF THE UNDERGROUND ORGANS OF *CALLUNA VULGARIS* AND *VACCINIUM VITIS-IDAEA* (*ERICACEAE*) IN *PINETUM HYLOCOMIOSO-CLADINOSUM*

Показано размещение корневых систем вереска и брусники в сосняках на песчаных почвах — глубина залегания, приуроченность к почвенным горизонтам. Определено максимальное расстояние, на котором наблюдается смыкание корней соседних особей. Исследование взаимного расположения корневых систем этих кустарничков позволило уточнить характер их ценотических отношений.

При исследовании функциональной структуры растительного покрова неизбежно возникают вопросы о возможности отнесения к одному ценоэлементу особей вида в тех случаях, когда надземные части их не сомкнуты и нет уверенности в том, что эти особи находятся во взаимодействии. Вместе с тем возможны ситуации, когда ценопопуляция представлена отдельными разбросанными экземплярами или мелкими группами, но их корневые системы смыкаются. В этих случаях появляются основания считать, что растения вступают в конкурентные отношения за влагу, элементы минерального питания и тем самым образуют одну синузию. Производить раскопки при каждом описании, естественно, невозможно, поэтому полезно выяснить, при каких максимальных расстояниях между надземными побегами наблюдается смыкание их подземных частей. Кроме того, зная взаимное расположение в почвенном профиле корневых систем видов близких жизненных форм, можно составить представление о характере их взаимоотношений, что в дальнейшем послужит основанием для отнесения их к одному или разным ценоэлементам.

Эти вопросы и явились предметом нашего исследования, которое было проведено на вереске и бруснике — характерных кустарничках сухих сосновых боров. Очень часто они встречаются в сравнительно небольшом количестве, образуя тонкий узор на фоне сплошного мохового или лишайникового ковра. Исследования проводили в чистых зеленомошно-лишайниковых сосняках Карелии. Возраст сосняков 40—80 лет, сомкнутость в среднем 0.3—0.4 (до 0.6). Напочвенный покров пятнистый, преобладают крупные пятна кустистых лишайников (*Cladina rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. stellaris*), на их фоне разбросаны кусты вереска и брусники, их покрытие колеблется в пределах 5—20%. Моховые пятна представляют собой синузию, образованную видами *Pleurozium schreberi*, *Dicranum polysetum*, *Hylocomium splendens*. Эти пятна меньших размеров, чем лишайниковые, и могут быть либо чистыми, либо также с брусникой и вереском.

Методика работы состояла в следующем. Раскапывали отдельные кусты вереска и корневища брусники либо полностью, либо протяженностью не менее 1 м. При раскопках вереска учитывали общее число корней, порядок ветвления, глубину залегания основной массы корней, глубину окончания корней, приуроченность к почвенному горизонту. Для изучения взаимного расположения корней соседних особей вереска выбирали пары растений таким образом, чтобы расстояние между ними все время увеличивалось. Это позволило определить максимальную протяженность, на которой корни соседних экземпляров еще смыкаются. Раскапывая корневища брусники, через каждые 10 см проводили замеры глубины их залегания и отмечали почвенный горизонт. Общее число раскопок 42. Раскопки проводили в моховых и лишайниковых пятнах. Почвенный профиль здесь одного типа, характерный для песчаных поверхностно-подзолистых почв, различается лишь мощностью верхних горизонтов, прежде всего подстилки, и интенсивностью окраски (табл. 1).

Для исследования выбирали хорошо развитые кусты вереска высотой 30—40, диаметром до 50 см с 3—6 надземными побегами. Как правило, на лишайниковом ковре вереск мощнее, чем на моховом. На участках, где проводили раскопки, сделаны полные геоботанические описания по стандартной методике. Морфогенезу вереска посвящена специальная работа (Ротов, 1960), где приводятся данные по формированию корневой системы этого кустарничка. В ней отмечается, что рост главного корня прекращается по истечении первых двух лет жизни, начинают расти и ветвиться боковые горизонтальные корни, которые и составляют основную массу корневой системы. У раскопанных нами экземпляров наблюдалось по 4—9 крупных корней, ветвящихся до корней 4—5-го порядков. Мелкие корни расположены по всей длине крупных, иногда наблюдается обильное ветвление на концах корней. Длина корней самая разная, чаще всего 50—70 см, могут быть корни очень длинные, превышающие 1 м (максимально 127 см). Для вереска в наших условиях оказалось характерным поверхностное расположение корневой системы. Основная масса корней сосредоточена в слое 2—9, глубина максимального проникновения — 25—30 см. Такие же цифры приведены в работе M. Rayner (Rayner, Neilson-Jones, 1911, цит. по: Келли, 1952). Р. А. Ротов для Прибалтики указывал максимальную глубину 40—50 см. Под лишайниковым пятном все корни вереска располагаются в минеральных горизонтах — подзолистом и верхней части иллювиального. Моховой ковер формирует хотя и тонкую, но хорошо выраженную подстилку; в этом случае до 20% суммарной длины корней расположено в ней. Расстояние между особями вереска, при котором происходит смыкание корней, определялось двумя путями: непосредственно раскопками соседних кустов и измерением расстояния максимального удаления конца корня от основания куста. Последнее в основном соответствует длине корней, но может быть и меньшим, так как корень часто «крутит». При употреблении термина «смыкание» мы понимаем такое положение, при котором тонкие корни одного растения проходят вблизи корней другого на расстоянии не более 1—2 см. Раскопки соседних растений показали следующее. Если кусты находятся на расстоянии менее 1 м друг от друга, их корни смыкаются в подавляющем большинстве случаев (92%). При расстоянии 1.0—1.4 м смыкание наблюдается также достаточно часто (86%). Когда же оно превышает 140 см, корни смыкаются крайне редко — это имело место всего в 12% случаев, а на расстоянии 150 см не наблюдалось ни разу. Приведенные цифры согласуются, во-первых, с данными о длине корней: смыкание возможно на расстоянии, равном двойной длине, в нашем исследовании — она 50—70 см. Во-вторых, расстояние максимального удаления окончания корня от основания куста оказалось в среднем равным 50 см, максимальное значение этой величины — 85 см. Если сопоставить все полученные данные, то можно с уверенностью считать, что особи вереска, удаленные друг от друга не более чем на 140 см, с большой долей вероятности будут смыкаться своими корневыми системами. В наземной части в этом случае покров вереска разрежен, проективное покрытие его может быть не более 15—20%.

ТАБЛИЦА 1

Почвенный профиль в лишайниковых и моховых пятнах

Почвенные горизонты	Мощность, см	
	лишайниковое пятно	моховое пятно
Живой ковер	4.0	7.0
A_0	0—1.5	0—2.5
A_2	1.5—3.0	2.5—5.0
A_2B	—	5.0—20.0
B	>3.0	>20.0

Характер размещения корневой системы брусники был показан нами ранее для условий елового леса (Кирикова, 1970). Глубина залегания корневищ там в среднем равна 4—6 см. В исследованных сосняках они располагаются еще ближе к поверхности: в лишайниковом пятне — на глубине 1.5—2.0, на моховом — 2.5—4.0 см от поверхности подстилки. Распределение корневищ по горизонтам почвы примерно одинаково в моховых и лишайниковых пятнах: 50% длины корневищ располагается в подстилке и 50% — в минеральных горизонтах. О наличии связи надземных частей длиннокорневищных растений, каким является брусника, можно судить по длине корневища, приходящейся на один надземный побег. Эту величину установить довольно трудно, так как она зависит не только от условий произрастания, но определяется в известной мере методикой. Если раскапывается полностью клон (общая длина разветвленного корневища может достигать 750 см), в расчет принимаются старые части корневищ, лишенные надземных побегов, длина корневища на один побег в этом случае значительна — около 1 м. Ориентируясь только на молодые ветви корневищ, мы получаем величину 40—60 см. В литературе указаны цифры 39—46 см (Любарский, 1964); он же приводит интересные данные по загруженности почвы корневищами брусники: в сосняке-брусничнике она достигает 60—70 м на 1 м^2.

Сравнивая расположение подземных частей вереска и брусники, находим, что корневища брусники лежат на меньшей глубине (табл. 2). Таким образом, ориентируясь на средние цифры, можно считать, что корневые системы этих двух кустарничков находятся в разных почвенных слоях. Вместе с тем не надо забывать, что глубина залегания корневых систем — признак варьирующий и не исключены случаи, когда корни вереска и брусники лежат в одном слое, о чем свидетельствует размах варьирования глубины залегания. Кроме того, обращает на себя внимание одно важное обстоятельство. Корневища брусники идут горизонтально, корни вереска также вначале отходят в горизонтальном направлении, но затем под углом уходят вглубь. Таким образом, их корневые системы вблизи кустов вереска перекрываются и именно здесь возможны конкурентные отношения. Это может служить убедительным объяснением комплементарной стратегии брусники по отношению к вереску, отмеченной C. Gimingham (1978). Рассматривая взаимоотношения вереска с видами растений, обитающими в одних сообществах с ним, этот автор считает, что брусника дополняет вереск, разрастаясь в промежутках между его кустами.

ТАБЛИЦА 2

Глубина и приуроченность к горизонту подземных органов вереска и брусники

	Моховые пятна		Лишайниковые пятна	
	глубина, см ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$)	приуроченность к горизонту, %	глубина, см ($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$)	приуроченность к горизонту, %
Вереск	5.76±0.6	A_0 — 20 мин — 80	3.60±0.4	A_0 — — мин — 100
Брусника	3.90±0.21	A_0 — 50 мин — 50	1.73±0.23	A_0 — 47 мин — 53

В заключение хотелось бы еще раз обратить внимание на необходимость изучения подземного строения растительного сообщества, что позволит более точно оценить ценотическую роль отдельных компонентов и характер их взаимоотношений.

ЛИТЕРАТУРА

Келли А. (1952). Микотрофия у растений. М., ИЛ. — Кирикова Л. А. (1970). Размещение подземных частей некоторых видов травяно-кустарничкового яруса елового леса. Бот. ж., 55, 9. — Любарский Е. Л. (1964). К изучению экологии и взаимоотношений некоторых длиннокорневищных растений сосняков. В кн.: Взаимоотношения растений в растительном сообществе. Казань, Изд. Казан. гос. унив. — Ротов Р. А. (1960). Морфогенез жизненной формы кустарничка у *Calluna vulgaris* (L.) Hull в условиях Прибалтики. Бюл. МОИП, отд. биол., 65, 2. — Gimingham C. H. (1978). *Calluna* and its associated species: some aspects of coexistence in communities. Vegetatio, 36, 3.

Ленинградский государственный университет.

Получено 7 I 1982.

УДК 582.542.1

Л. К. Иванюкович

ОБЗОР ВИДОВ СЕРИИ *NERVOSA* РОДА *SORGHUM* (*POACEAE*)

L. K. IVANJUKOVICH. A REVIEW OF THE SPECIES OF THE SERIES *NERVOSA* OF THE GENUS *SORGHUM* (*POACEAE*)

На основании детального изучения живой и гербарной коллекции сорго ВИР с привлечением типового материала по видам из гербариев Ботанического сада в Кью (Англия) и Ботанического института Университета г. Флоренции (Италия) приводятся краткие диагнозы видов сорго из серии *Nervosa* и дихотомический ключ для их определения.

Серия *Nervosa* (Snowd.) Ivanjuk. et Doron. рода *Sorghum* Moench включает 6 видов: *S. nervosum* Bess., *S. membranaceum* Chiov., *S. basutorum* Snowd., *S. ankolib* Stapf, *S. melaleucum* Stapf, *S. splendidum* (Hack.) Snowd. При работе с видами рассматриваемой серии были использованы живая и гербарная коллекции Всесоюзного института растениеводства и типовой материал по многим видам из гербариев Ботанического сада в Кью (Англия) и Ботанического института Университета г. Флоренции (Италия). Морфологические различия и существование четко очерченных ареалов свидетельствуют об их самостоятельности.

Отличительными признаками видов данной серии являются эллипсоидальные или узкоэллипсоидальные обоеполые колоски, при плодах максимально широкие посередине; колосковые чешуи обоеполых колосков (или только нижняя) целиком или реже только в верхней части тонкие и бумажистые; зерновки равны колосковым чешуям, редко длиннее их, полностью скрыты в последних или более или менее выставляющиеся из них; колоски на ножках, неопадающие.

Приводим ключ для определения видов рассматриваемой серии.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ СЕРИИ *NERVOSA*

1. Колосковые чешуи обоеполых колосков или только нижняя тонкие и бумажистые . . . . 2.

+ Колосковые чешуи обоеполых колосков целиком тонкокожистые, реже в верхней части тонкокожистые, а ниже почти кожистые (*S. ankolib* Stapf) . . . . 4.

2. Обе колосковые чешуи обоеполых колосков бумажистые по всей поверхности или иногда почти кожистые в нижней четверти; обоеполые колоски узкоэллипсоидальные, 5—11 мм дл.; нижние цветковые чешуи заостренные или с остью 5—14 мм дл.; зерновки короче колосковых чешуй . . . . 2. *S. membranaceum* Chiov.

+ Нижняя колосковая чешуя обоеполых колосков тонкокожистая, верхняя — кожистая; обоеполые колоски 4—7 мм дл.; зерновки равны колосковым чешуям или длиннее их . . . . 3.

3. Обоеполые колоски 6—7 мм дл.; нижняя колосковая чешуя с жилками, прерывающимися чуть ниже середины чешуи; нижняя цветковая чешуя заостренная или с длинной остью до 12 мм; зерновки 5—5.5 мм дл., 4—4.5 мм шир., равные по длине расставленным колосковым чешуям . . . . 3. *S. basutorum* Snowd.

+ Обоеполые колоски 4—5 мм дл.; нижняя колосковая чешуя с жилками по всей длине чешуи; нижняя цветковая чешуя с короткой, 4—9 мм дл., реже более длинной остью; зерновки обычно превышают колосковые чешуи . . . . 1. *S. nervosum* Bess.

4. Колосковые чешуи обоеполых колосков расходящиеся при плодах; нижняя колосковая чешуя по всей поверхности опушенная; нижняя цветковая чешуя безостая или с остью 4—5 мм дл.; зерновки 3.5—4 мм шир., эллипсоидальные или обратнояйцевидно-эллипсоидальные . . . . 5. *S. melaleucum* Stapf

+ Колосковые чешуи обоеполых колосков плотно охватывают зерновку; нижняя колосковая чешуя опушена только в верхней части или по бокам; зерновки 2.5—3, реже до 3.5 мм шир., но тогда они почти округлые или нижняя цветковая чешуя с остью . . . . 5.

5. Обоеполые колоски узко- или широкоэллипсоидальные, 6—7.5 мм дл.; нижняя колосковая чешуя обоеполых колосков в верхней части тонкокожистая, а в нижней — почти кожистая; зерновки почти шаровидные; нижняя цветковая чешуя обычно с тонкой короткой остью . . . . 4. *S. ankolib* Stapf.

+ Обоеполые колоски от эллиптически-ланцетных до эллипсоидальных, 6—11 мм дл.; нижняя колосковая чешуя обоеполых колосков тонкокожистая по всей длине; нижняя цветковая чешуя с остью 12—18 мм дл., иногда сильно редуцированной; зерновки обратнояйцевидные . . . . 6. *S. splendidum* (Hack.) Snowd.

1. *Sorghum nervosum* Bess. 1827, in Schult. et Schult., Mant. 3 : 669; Snowden, 1935, Kew Bull. 5 : 232; idem, 1936, Cultiv. Races Sorghum : 81; Цвелев, 1976, Злаки СССР : 697. — *S. japonicum* (Hack.) Roshev. 1934, Флора СССР, 2 : 20, p. p. quoad pl. — *S. chinense* Jakushev. 1949, Руков. по апробации сельскохоз. культ., изд. 5, 2 : 172, descr. ross. — Сорго жильчатое.

Метелка от очень густой до рыхлой, эллипсоидальная или веерообразная (иногда овальная или округлая), (15) 17.5—27 (34) см дл., 7.7—10 см шир. Обоеполые колоски эллипсоидальные, при плодах 4—5 мм дл., 3—3.5 мм шир. Колосковые чешуи обоеполых колосков равные, неоднородны по консистенции: нижняя — бумажистая, сильно жилковатая, с жилками, проходящими вдоль всей чешуи, иногда внизу тонкокожистая и горбатая, верхняя — кожистая и глянцевая; опушение слабое; колосковые чешуи при цветках бывают с розовато-фиолетовым оттенком, а при плодах — от соломенно-желтых до черных, причем нижняя и верхняя колосковые чешуи часто окрашены в контрастные цвета или окрашены почти одинаково (нижняя — соломенная, верхняя — розовато-соломенная и т. д.). Нижняя цветковая чешуя несет короткую ость 4—9 мм дл. Зерновки широкоэллипсоидальные или обратнояйцевидные, (3.6)4.5—4.9(5.5) мм дл., (2.5)3.4—3.6(4) мм шир., слегка сжатые с брюшной и спинной сторон, изредка сжаты только с брюшной стороны, чаще выступают из прижатых колосковых чешуй, на верхушке обычно с носиком; окраска зерновок от грязно-белой до темно-желтой, коричневой и красной, иногда окраска зерновок неоднородная (внизу — желтого цвета, вверху — коричневого или красного). Колоски на ножках, в среднем 4(2.5—5.8) мм дл., обычно сохраняющиеся.

Описан по культивируемым экземплярам, происходящим из Китая.

Этот вид широко культивируется в Восточной Азии, особенно в Китае, откуда он был интродуцирован в США, Японию, Индию, СССР (Дальний Восток).

2. *Sorghum membranaceum* Chiov. 1912, Monogr. Rapp. Col. Rome, 19 : 23, 24, 27; Snowden, 1935, Kew Bull. 5 : 231; idem, 1936, Cultiv. Races Sorghum : 74. — *Sorghum papyrascens* Stapf, 1934, Fl. Trop. Afr. 9 : 134; Broun and Massey, 1929, Fl. Sudan : 445. — Сорго пленчатое.

Метелка эллипсоидальная или обратнояйцевидная, обычно густая, реже рыхлая и иногда раскидистая, 20—40 см дл., 4—12 см шир. Обоеполые колоски узкоэллипсоидальные, при плодах 5—11 мм дл., 3—4.5(5) мм шир., целиком закрытые или слегка открытые на верхушке и с боков. Колосковые чешуи равные, опушенные при цветках, почти голые при плодах, тонкокожистые, с хорошо заметными жилками, часто ломкие, нижняя — при цветках почти плоская со спинной стороны, при плодах в нижней части иногда горбатая, кожистая. Цветковые чешуи заостренные или с остью 5—14 мм дл. Зерновки 3.5—5 мм дл., 3—4.5 мм шир., полностью охвачены колосковыми чешуями или выставляющиеся из них только своей верхушкой, эллипсоидальные или продолговато-обратнояйцевидные, выпуклые со спинной и брюшной сторон или уплощенные с брюшной стороны, с белым, желтым, красным или коричневым оттенком. Колоски на ножках крупные, 5—10 мм дл., неопадающие, обычно мужские, но встречаются и обоеполые.

Описан из Эфиопии (Эритрея): «Bogos, Cheren, № 76, Dura ainab analid.».

Этот вид широко культивируется в Судане, Эфиопии, Индии, значительно реже — в Китае, в Южной и Юго-Восточной Африке.

3. *Sorghum basutorum* Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 232; idem, 1936, Cultiv. Races Sorghum : 80. — Сорго базутов.

Метелка 20—30 см дл., 5—10 см шир., густая, эллипсоидальная, иногда поникающая. Обоеполые колоски эллипсоидальные, крупные, при плодах 6—7 мм дл., 3.5—4 мм шир., почти острые. Колосковые чешуи обычно равной длины, нижняя — бумажистая, бороздчато-жилковатая в средней части или ниже, верхняя — тонкокожистая. Нижняя цветковая чешуя заостренная или с остью до 12 мм дл. Зерновки 5—5.5 мм дл., 4—4.5 мм шир., широкоэллипсоидальные или обратнояйцевидные, немного длиннее колосковых чешуй, равны им или слегка короче, выпуклые со спинной и брюшной сторон или слегка уплощенные, от грязно-белых до темно-желтых, с коричневыми верхушками, или от коричневых до красных, причем с более темноокрашенными верхушками. Колоски на ножках, 5—6 мм дл., неопадающие.

Описан из Лесото: «Leribe, № 641a, Dieterlen».

Распространение: Южная Африка (Лесото).

4. *Sorghum ankolib* Stapf, 1934, Fl. Trop. Afr. 9 : 135; Broun and Massey, 1929, Fl. Sudan: 446; Snowden, 1935, Kew Bull. 5 : 233; idem, 1936, Cultiv. Races Sorghum : 87. — Сорго анколиб.

Метелка 15—30 см дл., 4—8 см шир., довольно густая, узкоэллипсоидальная. Обоеполые колоски крупные, 6—7.5 мм дл., 5 мм шир., узко- или широкоэллипсоидальные, острые или коротко заостренные, при плодах почти закрытые; верхушки колосков светлоокрашенные. Колосковые чешуи равные, кожистые в нижней половине, бумажистые и сильно жилковатые в верхней половине или трети; часто эти разные по консистенции части колосковой чешуи разделены поперечной линией; голые или опушенные. Цветковые чешуи с очень короткой остью, не выходящей наружу из колоска. Зерновки 4.5 мм дл., 3.5 мм шир., широкоэллипсоидальные, обратнояйцевидные или шаровидные, выпуклые с брюшной и спинной сторон или только со спинной стороны, при созревании полностью охвачены колосковыми чешуями, но изредка с выставляющейся верхушкой. Колоски на ножках, 5—8 мм дл., неопадающие. Стебли сладкие.

Описан из Судана: «Gallabat, № 1530, Schweinfurth».

Распространение: Эфиопия, Судан, Сомали.

5. *Sorghum melaleucum* Stapf, 1934, Fl. Trop. Afr. 9 : 134; Snowden, 1935, Kew Bull. 5 : 233; idem, 1936, Cultiv. Races Sorghum : 85. — Сорго черно-белое.

Метелка 25—40 см дл., 7—15 см шир., от рыхлой до слегка сжатой, эллипсоидальная или узкоэллипсоидальная, прямостоячая, иногда поникающая. Обоеполые колоски при плодах 6—7 мм дл., 4 мм шир., узкоэллипсоидальные или эллипсоидальные, острые или коротко заостренные, соломенно-желтые или оранжевые при цветках, черновато-коричневые или черные при плодах. Колосковые чешуи почти равные, тонкокожистые, опушены на большей части, часто с темно-красными или коричневыми тонкими и хрупкими верхушками, нижняя при плодах более или менее бороздчатая в нижней половине, шероховатая по жилкам, реснитчатая по бокам. Нижняя цветковая чешуя заостренная или с короткой остью. Зерновки 4.5—5.5 мм дл., 3.5—4 мм шир., эллипсоидальные или обратнояйцевидно-эллипсоидальные, при созревании сильно выступают из широко расходящихся, одинаковой длины колосковых чешуй, выпуклые со спинной и брюшной сторон или отчасти сжатые, от грязно-белых до светло-желтых. Колоски на ножках крупные, 6—7.5 мм дл., линейно-ланцетные, от красных до коричневых, хорошо развитые, обычно мужские, сохраняющиеся.

Описан по культивируемым экземплярам, происходящим из Судана.

Распространение: Судан, АРЕ.

6. *Sorghum splendidum* (Hack.) Snowd. 1935, Kew Bull. 5 : 233; idem, 1936, Cultiv. Races Sorghum : 90. — *Andropogon sorghus* ssp. *sativus* var. *cam-*

panum subvar. *splendidum* Hack. 1889, in A. et C. DC. Monogr. Phaner. 6 : 510. — Сорго блестящее.

Метелка до 40 см дл., 15 см шир., эллипсоидальная или узкоэллипсоидальная, рыхлая. Обоеполые колоски 6—11 мм дл., 2.5—4.5 мм шир., при плодах эллипсоидальные или узкоэллипсоидальные, острые или заостренные. Колосковые чешуи почти равные, тонкокожистые, с бумажистыми верхушками, голые или рассеянно-волосистые, окраска их соломенно-желтая, оранжевая, оранжево-красная или черная, нижняя чешуя, оттянутая на верхушке, отчасти волосистая на завернутых внутрь краях. Нижняя цветковая чешуя с остью 12—18 мм дл., иногда сильно редуцированной, не выступающей из колоска. Зерновки 4—5 мм дл., 2.5—3.5 мм шир., обратнояйцевидные или обратнояйцевидно-эллипсоидальные, выпуклые со спинной и брюшной сторон или слегка сжатые и уплощенные у основания, охвачены или почти охвачены колосковыми чешуями, светло- или темно-желтые, оранжевые, коричневые, красные. Колоски на ножках, 5—10 мм дл., линейно-ланцетные до эллиптически-ланцетных, часто сильно редуцированные, бесполые или изредка мужские, обычно неопадающие (иногда обламывающиеся).

Описан с Гавайских островов (Гонолулу).

Ареал вида охватывает Бирму, Таиланд, Восточную Индию, Филиппины, Гавайские острова.

Всесоюзный институт растениеводства,
Ленинград.

Получено 21 IV 1982.

УДК 581.4 : 582.671.1 (470.5)

С. А. Мамаев, Е. С. Васфилова

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВИДОВ СЕМЕЙСТВА *NYMPHAEACEAE* НА СРЕДНЕМ УРАЛЕ

S. A. MAMAJEV, E. S. VASFILOVA. MORPHOLOGICAL VARIABILITY OF THE *NYMPHAEACEAE* SPECIES IN THE MIDDLE URALS

Обсуждаются некоторые закономерности изменчивости морфологических признаков *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea*. Приведены данные об особенностях распространения представителей сем. *Nymphaeaceae* на Среднем Урале; обсуждаются вопросы охраны этих видов.

Многие виды сем. *Nymphaeaceae* широко распространены в Евразии. На территории СССР произрастают представители пяти родов этого семейства: *Nymphaea* L. кувшинка, *Nuphar* Sm. кубышка, *Nelumbo* Adans. лотос, *Euryale* Salisb. эвриала, *Brasenia* Schreb. бразения. Род *Nymphaea* представлен видами *Nymphaea alba* L., *N. candida* J. et C. Presl, *N. tetragona* Georgi, *N. wenzelii* Maack («Флора СССР», 1937), а также *N. minoriflora* (Simonk.) Wissjul. и *N. subpumila* Miki (Черепанов, 1973), причем С. К. Черепанов высказывает сомнение в реальном существовании вида *N. wenzelii*. Из рода *Nuphar* на территории СССР произрастают *N. lutea* (L.) Sm., *N. pumila* (Timm) DC. («Флора СССР», 1937), а также *N. japonica* DC. и *N. tenella* Reichb. (Черепанов, 1973). Роды *Nelumbo*, *Euryale* и *Brasenia* представлены следующими видами: *Nelumbo caspica* (DC.) Fisch., *N. komarovii* Grossh., *Euryale ferox* Salisb., *Brasenia schreberi* J. F. Gmel. В водоемах лесной и лесостепной зон нашей страны особенно часто можно встретить такие растения, как кубышку желтую *Nuphar lutea*, кувшинку чистобелую *Nymphaea candida* и белую *N. alba*. Их заросли часто являются компонентом растительных сообществ речных стариц, небольших озер, прудов. Однако нельзя сказать, что виды эти хорошо изучены. Мало сведений, в частности, об их внутривидовой изменчивости, экологических и морфологических особенностях, специфике размножения и распространения.

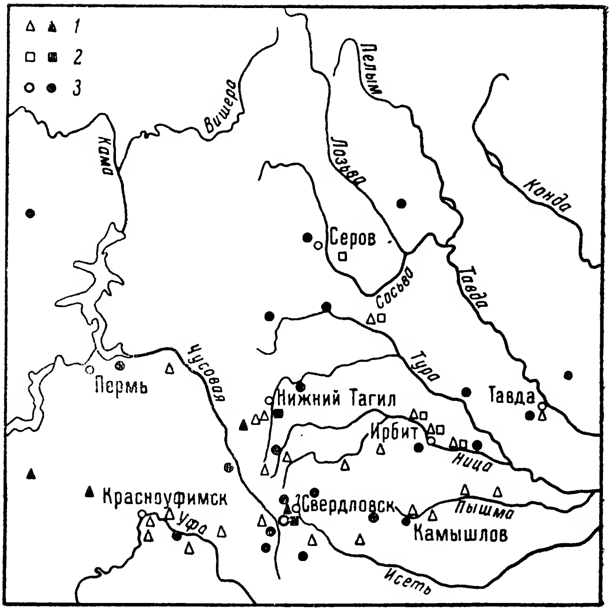


Рис. 1. Распространение видов рода *Nymphaea* на Среднем Урале по данным наших исследований (*светлые значки*), по литературным и гербарным материалам и устным сведениям, полученным от отдельных лиц (*темные значки*).

1 — *Nymphaea candida*, *2* — *N. tetragona*, *3* — *Nymphaea* sp.

В последние годы по этим вопросам было опубликовано несколько работ (Heslop-Harrison, 1955a, b; Cutter, 1957; Турдиев, 1960; Maynard, Moseley, 1961; Гейдан, 1965; Тахтаджян, 1966; Andrei, 1973; Дубина, 1975; Дубына, 1976; Батыгина и др., 1980), но среди них нет ни одной, касающейся кувшинки и кубышки уральской части их ареала. В 1978—1980 гг. мы провели их изучение на Среднем Урале, в пределах Свердловской и Пермской областей. Обследовано в этом плане значительное число водных артерий в бассейнах рек Камы и Тобола, а также озер и крупных заводских прудов.

Для оценки характера изменчивости растений на опытных участках у 35—100 растений замеряли листья, цветки и их части, определяли их число и некоторые другие показатели. Поскольку у представителей семейства кувшинковых наблюдается постепенный переход от тычинок к лепесткам, за лепесток принимали части цветка, у которых полностью отсутствуют желтая окраска и пыльники. В результате оказалось возможным оценить средние величины и рассчитать коэффициенты вариации 10—15 признаков в зависимости от вида растения или местонахождения участка. Таким образом была охарактеризована изменчивость морфологических признаков в пределах популяций.

В литературе имеются данные о наличии на Среднем Урале четырех видов семейства кувшинковых: *Nymphaea candida*, *N. tetragona*, *Nuphar lutea*, *N. pumila* (Говорухин, 1937). Наши материалы подтвердили эти сведения. Наиболее редким видом оказалась кувшинка малая четырехгранная. Мы обнаружили ее только в пяти водоемах; еще два местонахождения установлены по гербарным сборам (рис. 1). Однако В. С. Говорухин (1937) полагал, что кувшинка малая встречается гораздо чаще. Значительно большее число местообитаний мы установили для кубышки малой (рис. 2). Она приурочена к водоемам, расположенным главным образом в горно-лесной части Среднего Урала. По всей исследованной территории распространены кувшинка чистобелая и кубышка желтая.

Виды семейства кувшинковых наиболее часто встречаются в юго-западном Предуралье (Красноуфимский р-н Свердловской обл.) и в восточной части Зауралья, где лесостепь смыкается с южной тайгой (Ирбитский и Пышминский р-ны Свердловской обл.). Это объясняется прежде всего наличием благоприят-

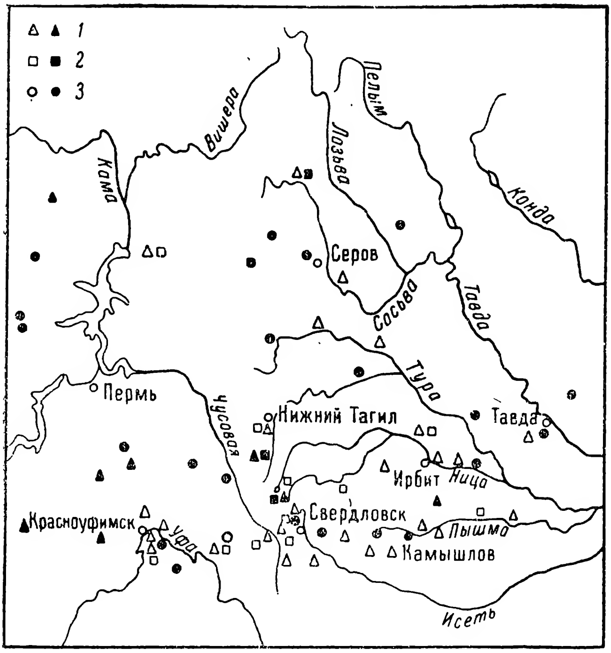


Рис. 2. Распространение видов рода *Nuphar* на Среднем Урале по данным наших исследований (*светлые значки*), по литературным и гербарным материалам и устным сведениям, полученным от отдельных лиц (*темные значки*).

1 — Nuphar lutea, 2 — N. pumila, 3 — Nuphar sp.

ных для произрастания кувшинки и кубышки водоемов — средних по размеру рек с множеством стариц, зарастающих озер.

Наиболее типичными экотопами для кувшинковых являются заводские пруды-водохранилища и озера-старицы, для кубышки желтой — также и русла небольших рек. Встречаются они или отдельно, или в различных сочетаниях. Так, в старицах рек Зауралья и Предуралья обычно произрастают вместе кувшинка чистобелая и кубышка малая. Заросли кубышки желтой типичны для рек с небольшой скоростью течения.

Сообщества кувшинковых занимают площади от нескольких десятков квадратных метров до нескольких гектаров. Наиболее крупные заросли, характерные для больших заводских прудов (Нижне-Тагильского, Ревдинского и др.) и озер-стариц (озера Криулинское, Колмаковское и др.), обычно образованы двумя-тремя видами кувшинковых.

Разные виды семейства кувшинковых близки по своей экологической амплитуде. Она весьма широка, однако виды кубышки наименее требовательны к прозрачности воды и колебаниям ее уровня. Кубышка может переносить более высокие скорости течения и даже временное осушение части водоема. Средняя глубина, на которой растет кубышка, как правило, немного меньше, чем у кувшинки.

Изучение морфологических признаков видов семейства кувшинковых показало наличие значительной изменчивости их (табл. 1). У кувшинки чистобелой и кубышки желтой величины коэффициентов вариации морфологических признаков сходны с таковыми у изученных в этом отношении наземных растений. Так, изменчивость длины листа, чашелистика, лепестка, диаметра цветка характеризуются коэффициентами вариации 7—20%. Это соответствует величинам, наблюдаемым, например, у купальницы европейской (Мамаев, Зайцева, 1974). Наиболее изменчиво число листьев на растении. У кувшинки чистобелой сильно варьирует и число цветков; наиболее стабильны размеры лепестков, число тычинок и плодолистиков. Оба вида характеризуются примерно одинаковыми уровнями изменчивости аналогичных признаков.

ТАБЛИЦА 1

Изменчивость морфологических признаков у *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea* на Среднем Урале

Признак	Средние значения признаков в различных популяциях		Коэффициенты вариации признаков в различных популяциях, %	
	Nymphaea candida	*Nuphar lutea*	*Nymphaea candida*	*Nuphar lutea*
Число листьев, развившихся из одной почки корневища *	11—28	4—15	35.0—72.9	30.7—57.5
Число цветков, развившихся из одной почки корневища *	1—3	1—2	16.4—96.0	0—38.5
Длина листа, мм	170—283	243—310	11.0—21.9	6.9—20.0
Толщина черешка, мм	5—7	6—8	8.3—21.3	10.5—29.2
Диаметр цветка, мм	45—97	39—54	13.2—26.6	10.5—19.9
Длина чашелистика, мм	38—64	32—39	10.5—18.1	7.7—12.2
Число лепестков	17—21	14—19	8.2—17.3	7.2—24.8
Длина наружного лепестка, мм	37—59	14—18	9.5—16.1	7.2—13.4
Длина внутреннего лепестка, мм	21—28	13—17	10.6—17.7	7.9—12.8
Число тычинок	62—82	117—170	8.0—18.3	10.4—16.2
Число плодолистиков	8—13	13—16	11.5—19.5	9.1—14.8
Диаметр завязи, мм	13—21	10—15	13.7—29.0	12.5—25.4

* Приводятся данные в момент испытания.

Сравнение величин признаков кувшинки чистобелой, произрастающей на Урале, с ее украинским экотипом (Дубина, 1975) не обнаружило заметных различий. По размерам листьев, частей цветка, числу лепестков и плодолистиков украинские образцы, выросшие в более благоприятных природно-климатических условиях, почти не отличаются от уральских, но возможно, что имеющегося материала пока еще недостаточно для получения репрезентативных данных.

ТАБЛИЦА 2

Величина некоторых признаков *Nymphaea candida* и *Nuphar lutea* в различных районах Приуралья (средние данные)

Признак	Предуралье		Зауралье	
	Nymphaea candida	*Nuphar lutea*	*Nymphaea candida*	*Nuphar lutea*
Длина листа, мм	219.8	285.1	215.3	287.3
Диаметр цветка, мм	83.5	46.8	81.2	46.1
Длина наружной *, ** тычинки, мм	22.7	14.3	19.9	15.8
Длина внутренней * тычинки, мм	14.2	16.1	11.5	17.6
Диаметр завязи, мм*, **	18.5	13.6	16.7	10.8
Диаметр рыльца, мм *	15.0	12.3	12.3	11.0
Высота пестика, мм *	17.1	15.7	14.4	16.2
Число плодолистиков **	11.3	15.5	9.2	13.9

Примечание. Различия значений данного признака в предуральских и зауральских популяциях *Nymphaea candida* (*) достоверны на уровне 0.01, *Nuphar lutea* (**) — на уровне 0.05.

Между предуральскими и зауральскими популяциями кувшинки чистобелой и кубышки желтой наблюдаются некоторые различия в величине признаков генеративных органов (табл. 2). В Предуралье размеры цветка и его частей несколько больше, чем в восточных районах, что, по-видимому, обусловлено более коротким вегетационным периодом в Зауралье. Однако различия, связанные с неодинаковыми условиями местообитаний, невелики.

Колебания размеров вегетативных органов мало зависят от географического местоположения района произрастания. По-видимому, более важным фактором являются изменения экологических условий в отдельных водоемах.

Изучение морфологии и экологии кувшинковых приобретает большое значение из-за заметного сокращения численности их видов. Работы по созданию водохранилищ, зарегулированию рек и осушению заболоченных территорий ухудшают экологическую обстановку. На численность видов семейства кувшинковых оказывают влияние их лекарственное значение и декоративность, так как они собираются населением. Значительную роль играет и увеличивающееся загрязнение водоемов различными стоками. Кувшинковые становятся все более и более редкими на Украине (Дубына, 1980; Дубына, Моляка, 1974), в Горьковской (Лукина, Никитина, 1977), Ивановской (Шалыганова, 1977) и Саратовской («Охраняемые растения. . .», 1979) областях. В этих районах их уже рекомендуют охранять. Во многих районах Среднего и Южного Урала также наблюдается резкое сокращение численности видов семейства кувшинковых. Необходимо принятие кардинальных мер по сохранению здесь этих видов в естественном состоянии. Целесообразно выделить ряд заказников или памятников природы, где бы заросли кувшинки и кубышки охранялись. Из наиболее подходящих участков для создания таких резерватов следует назвать старый карьер у с. Рудное в Ирбитском р-не, где совместно произрастают сразу 4 вида кувшинковых; оз. Лобановское в Серовском р-не, оз. Путинец около с. Чубарово в Ирбитском р-не и старицу р. Ницы вблизи г. Ирбита, где совместно произрастают 3 вида, в том числе кувшинка малая; устье р. Демид (впадающей в Михайловский пруд на р. Серге), заросшее (более 10 га) кувшинкой чистобелой и кубышкой малой.

Кроме сохранения естественных экотопов, где могли бы произрастать виды семейства кувшинковых, целесообразно проводить исследования и накапливать опыт по выращиванию их в культуре для использования в городских водоемах. Такая работа на Урале проводится в Ботаническом саду УНЦ АН СССР. Наиболее простым в практическом отношении оказалось вегетативное размножение кувшинки чистобелой и кубышки желтой.[1] Созданные таким образом посадки много лет украшают водоем Ботанического сада. Растения постепенно разрастаются, ежегодно цветут и плодоносят. При этом уровень загрязнения воды в пруде остается довольно высоким. Наблюдения за развитием растений позволяют надеяться на возможность создания достаточно эффективных рекомендаций по сохранению этих интересных видов в культуре.

ЛИТЕРАТУРА

Батыгина Т. Б., Кравцова Т. И., Шамров И. И. (1980). Сравнительная эмбриология представителей порядков *Nymphaeales* и *Nelumbonales*. Бот. ж., 65, 8. — Гейдан К. П. (1965). Изучение морфологии *Nymphaea candida* J. et C. Presl (кувшинки чистобелой) сравнительно с *Nuphar luteum* (L.) Smith (кубышкой желтой). Тр. Ленинград. хим.-фарм. инст., 19. — Говорухин В. С. (1937). Флора Урала. Свердгиз. — Дубина Д. В. (1975). Про морфологічні відмінності *Nymphaea alba* L. та *N. candida* Presl на Україні. Укр. бот. ж., 32, 6. — Дубына Д. В. (1976). Кувшинковые Украины (видовой состав, распространение, запасы, биология, использование, охрана и обогащение). Автореф. канд. дис. Киев. — Дубына Д. В. (1980). Охрана и обогащение кувшинковых природной флоры Украины. В кн.: Полезные растения природной флоры и использование их в народном хозяйстве. Киев, Наукова думка. — Дубына Д. В., Моляка А. Н. (1974). Показатели семенной продуктивности кувшинковых Украины в природе и культуре. В кн.: Биологические основы семеноводства и семеноведения интродуцентов. Новосибирск, Наука. — Лукина Е. В., Никитина И. Г. (1977). Охрана флоры и растительности озер Горьковской области. В кн.: Актуальные проблемы охраны природы (бот. вып.). Иваново, Изд. Иванов. гос. унив. — Малышев Л. И., Пешкова Г. А. (1979). Нуждаются в охране. Редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск, Наука. — Мамаев С. А., Зайцева З. Д. (1974). Изменчивость морфологических признаков *Trollius europaeus* L. на Урале при введении ее в культуру. Бот. ж., 59, 3. — Охраняемые растения Саратовской области. (1979). Саратов, Приволж. кн. изд. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Турдиев С. Ю. (1960). Некоторые особенности прорастания семян и формирования проростков нимфейных. Тр. Алма-Атинск. бот. сада, 5. — Флора СССР. (1937). 7. М.; Л., Изд. АН СССР. — Черепанов С. К. (1973). Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР» (тт. I—XXX). Л., Наука. — Шалыганова О. Н. (1977). Редкие и исчезающие растения Ивановской области и их охрана. В кн.: Актуальные проблемы охраны природы (бот. вып.). Иваново, Изд. Иванов. гос. унив. — Andrei M. (1973). La reproduction végetative et dissémination de

---

[1] Размножение семенным путем несколько сложнее, но более выгодно для сохранения естественных популяций и увеличения численности потомства.

Nymphaea alba L. An. Univ. Bucuresti, Biol. Vég., 22. — Cutter E. G. (1957). Studies of the morphogenesis in the *Nymphaeaceae*. I. Introduction: some aspects of the morphology of *Nuphar lutea* (L.) Sm. and *Nymphaea alba* L. Phytomorphology, 7 (1). — Heslop-Harrison G. (1955a). *Nuphar* Sm. J. Ecol., 43, 1. — Heslop-Harrison G. (1955b). *Nymphaea* L. J. Ecol., 43, 2. — Maynard F., Moseley J. R. (1961). Morphological studies of the *Nymphaeaceae*. II. The flower of *Nymphaea*. Bot. Gaz., 122, 4.

Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР,
Свердловск.

Получено 8 VII 1981.

УДК 581.821 : 581.48

Е. Н. Немирович-Данченко

СТРОЕНИЕ СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМ. *BROMELIACEAE*

E. N. NEMIROVICH-DANCHENKO. THE STRUCTURE OF THE SEED-COAT IN THE REPRESENTATIVES OF THE *BROMELIACEAE*

Изучено строение семенной кожуры у 14 видов из 8 родов сем. *Bromeliaceae*. Семенная кожура имеет единый план строения: в ее образовании принимают участие наружный и внутренний интегументы. Производные внутреннего интегумента представлены двумя слоями, имеющими стабильные признаки в пределах подсемейства. Степень участия производных наружного интегумента в образовании семенной кожуры различна у разных родов, но остатки наружного интегумента в той или иной степени всегда присутствуют в покровах зрелых семян. Для семейства в целом характерно наличие на семенах придатков в виде различных летучек или сочных ариллоидов.

В литературе мало сведений о строении семенной кожуры у представителей сем. *Bromeliaceae*, и все они ограничены ссылками на работы L. Szidat (1922) и F. Netolitzky (1926). Несколько оригинальных рисунков семенной кожуры приводят монографы семейства L. Smith и R. Downs (1974). В этих работах обнаруживаются большие противоречия во взглядах на судьбу производных наружного интегумента в подсем. *Bromelioideae*.

Строение семенной кожуры в подсем. *Bromelioideae* наиболее подробно описал Szidat (1922). Он дает общие черты строения семян 12 видов из 8 родов; подробные описания приводит для родов *Aechmea*, *Acanthostachys* и *Bromelia*; дает рисунки (схематичные и очень мелкие) строения семенной кожуры у *Aechmea tinctoria*, *Bromelia fastuosa*. Szidat не обнаружил производных наружного интегумента у большинства исследованных видов, объясняя это тем, что работал с гербарным материалом. В свежих семенах *Araeococcus micranthus* и *Acanthostachys strobilacea* он нашел остатки двуслойного наружного интегумента, состоящего из мелких нежных клеток с зеленым зернисто-слизистым содержимым. Szidat подчеркивает, что клетки наружного интегумента очень легко отделяются от «внутренней тесты» и трудны для исследования. Тем не менее автор делает заключение, что такой наружный интегумент есть у всех представителей *Bromelioideae*, но при полном созревании семян он разрушается, образуя слизистую массу, заполняющую плоды.

Однако природа слизи до конца не выяснена. Szidat ссылается на данные, по которым слизь, окружающая семена, выделяется септальными железами. J. Poisson (1877) считает, что слизь, предназначенная для распространения семян, секретируется главным образом железистыми сосочками, расположенными на фуникулусе и плацентах. Разрушающийся частично при созревании семян наружный интегумент лишь немного увеличивает ее количество. Выделение слизи железками Poisson находил у *Aechmea*, *Billbergia*, *Hohenbergia*, *Acanthostachys*. У двух последних видов Poisson описывает на зрелых семенах халазальные придатки типа ариллоидов, в образовании которых участвует наружный интегумент. По его данным, у *Hohenbergia* семена размером 3 мм имеют халазальные придатки длиной до 12 см. При вскрывании плода они закручиваются в разных направлениях и за счет покрывающей их слизи легко прилипают к любым предметам и к телу животных. Poisson считает, что строение наружного интегумента в сем. *Bromeliaceae* постоянно в пределах рода, но различается у разных родов. Это указание Poisson и замечание Szidat об участии наружного интегумента в построении семенной кожуры у *Bromelioideae* со временем были забыты, и в более поздних работах (Netolitzky, 1926; Smith, Downs, 1974) семена характеризуются как «голые», покрытые лишь производными внутреннего интегумента.

Рассматривая строение производных внутреннего интегумента в семенной кожуре *Tillandsioideae* и *Pitcairnioideae*, Szidat (1922), Netolitzky (1926), Smith и Downs (1974) отмечают, что внутренний интегумент может быть двуслойным или упрощенным до одного слоя и что форма и строение клеток характерны для отдельных родов.

Анализ всех приведенных данных показывает отсутствие четкого представления о строении семенной кожуры и степени участия интегументов в ее образовании. В связи с этим возникла необходимость выяснить природу и строение семенной кожуры у представителей сем. *Bromeliaceae*.

Материал и методика

Изучены следующие виды семейства: из подсем. *Bromelioideae* — *Aechmea bracteata* (Swartz) Griseb., *A. bromeliifolia* (Rudge) Baker, *A. luddemanniana* (C. Koch) Brongn. et Mez, *Billbergia magnifica* Mez, *Bromelia nidus-puella* (André) André, *B. balansae* Mez.; из подсем. *Pitcairnioidaeae* — *Dyckia brevifolia* Baker, *Lindmania penduliflora* (C. H. Wrigth) Stapf, *Pitcairnia mirabilis* Mez, *P. paniculata* Ruiz et Pav., *P. xanthocalyx* Mart.; из подсем. *Tillandsioideae* — *Guzmania erythrolepis* Brongn. ex Planch., *G. monostachia* (L.) Rusby ex Mez, *Vriesea rodigasiana* E. Morren.

По обмену были получены семена *Guzmania erythrolepis* (ФРГ, Мюнхен), *G. monostachia* (ФРГ, Марбург), *Bromelia nidus-puella* (Канада, Монреаль; Румыния, Напоко). Сочные и высохшие плоды остальных видов были собраны в оранжереях Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Сухие плоды и семена размягчали в смеси спирт—глицерин—вода (1 : 1 : 1). Свежие плоды фиксировали в смеси FAA. Срезы толщиной 25—50 мкм готовили на замораживающем микротоме и окрашивали суданом-III. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования

Род *Aechmea*. Сухие семена изученных видов имеют гладкую или слегка неровную поверхность с поперечной или продольной исчерченностью. После размягчения семян на их поверхности выявляется нежный, почти бесцветный покров, слабо серебристый за счет воздуха в межклетниках. Сквозь него просвечивают темноокрашенные подстилающие слои. На поперечных срезах семян видно, что наружный покров довольно хорошо развит. Зрелые семена видов *Aechmea*, извлеченные из свежих плодов, имеют нежный, сочный покров и длинный придаток, сложенный в плоде, как гармошка, в 3—4 раза (на рис. 1, *А*, *Б* он выпрямлен). Остатки придатка сохраняются у видов *Aechmea* даже в сухих семенах. Придаток является разросшимся халазальным выростом, который закладывается на очень ранних стадиях развития семязачатка и достигает значительного развития на стадии зрелого зародышевого мешка (рис. 1, *Г*, *Д*).

Производные наружного интегумента довольно однотипны у молодых семян исследованных видов *Aechmea*: они многослойны и состоят из тонкостенных клеток с зеленым зернистым содержимым. При созревании семени у *A. bromeliifolia* и *A. bracteata* клетки наружного интегумента теряют содержимое, деформируются и частично разрушаются (кроме эпидермальных), однако довольно целостным слоем покрывают поверхность семени (рис. 2, *А*, *Б*). У *A. luddemanniana* клетки наружной эпидермы наружного интегумента плоские, поперечно вытянутые. Они очень своеобразно соединяются друг с другом боко-

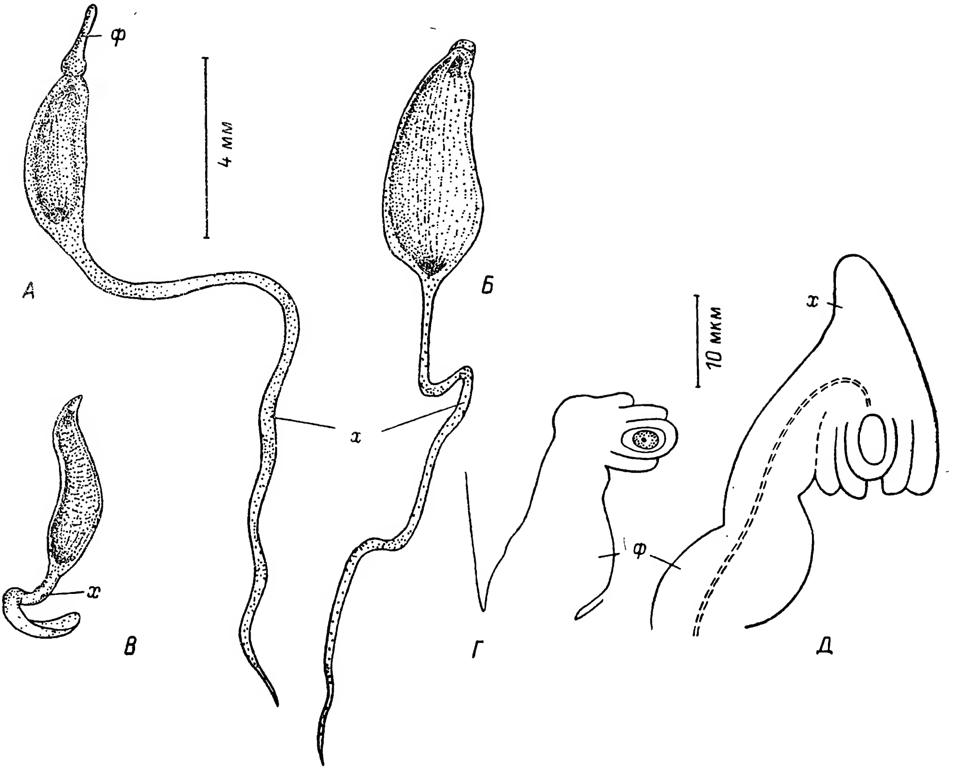


Рис. 1. Общий вид семян и семязачатка в роде *Aechmea*.

А — *Aechmea bromeliifolia*; *Б* — *A. bracteata*; *В—Д* — *A. luddemanniana*; *ф* — фуникулус, *х* — халазальный придаток.

выми стенками: одна клетка имеет углубление, в которое входит вытянутый конец другой клетки (рис. 2, *В*). Так возникает слой плотносомкнутых клеток, покрытых сверху кутикулой. В области проводящего пучка сохраняется паренхима наружного интегумента (рис. 2, *Г*).

Производные внутреннего интегумента представлены двумя слоями (рис. 2, *А—В*). Клетки внутренней эпидермы вытянуты в радиальном направлении и имеют сильно утолщенные, слоистые клеточные стенки, граничащие с эндоспермом или с остатками нуцеллуса, если они сохраняются (рис. 2, *А*). Боковые стенки утолщены лишь в нижней части, а верхняя их часть и наружные тангентальные клеточные стенки остаются неутолщенными. Клеточные стенки содержат пигмент красно-коричневого цвета, а полости клеток заполнены темно-красным (вероятно, за счет флобафенов) желатинообразным содержимым, что придает этому слою характерный вид и резко отличает его от остальных слоев семенной кожуры. Вслед за Szidat (1922) мы называем этот слой палисадным.

Наружная эпидерма внутреннего интегумента состоит из склереидных клеток с равномерно утолщенными клеточными стенками, пронизанными у *A. bracteata* и *A. bromeliifolia* большим количеством поровых каналов (рис. 2, *А*, *Б*). У *A. luddemanniana* ее клетки почти без полостей и различимы лишь при очень больших увеличениях; поры не видны (рис. 2, *В*). При слабом увеличении этот слой выглядит как неравномерные отложения кутикулы на поверхности палисадного слоя. Эндосперм хорошо развит и имеет однорядный периферический (алейроновый) слой. У *A. bracteata* обнаружены остатки нуцеллярной ткани в виде тонкого бесструктурного слоя.

Род *Billbergia*. Невысохшие свежие семена *B. magnifica* покрыты сочным, нежным слоем, образованным производными наружного интегумента. Клетки его сосочковидно удлинены, плотно сомкнуты; клетки внутренней эпидермы плоские, поперечно вытянутые (рис. 2, *Д*). Интегументальная паренхима состоит из рыхлых, местами разрушенных клеток. Иногда на семени образу-

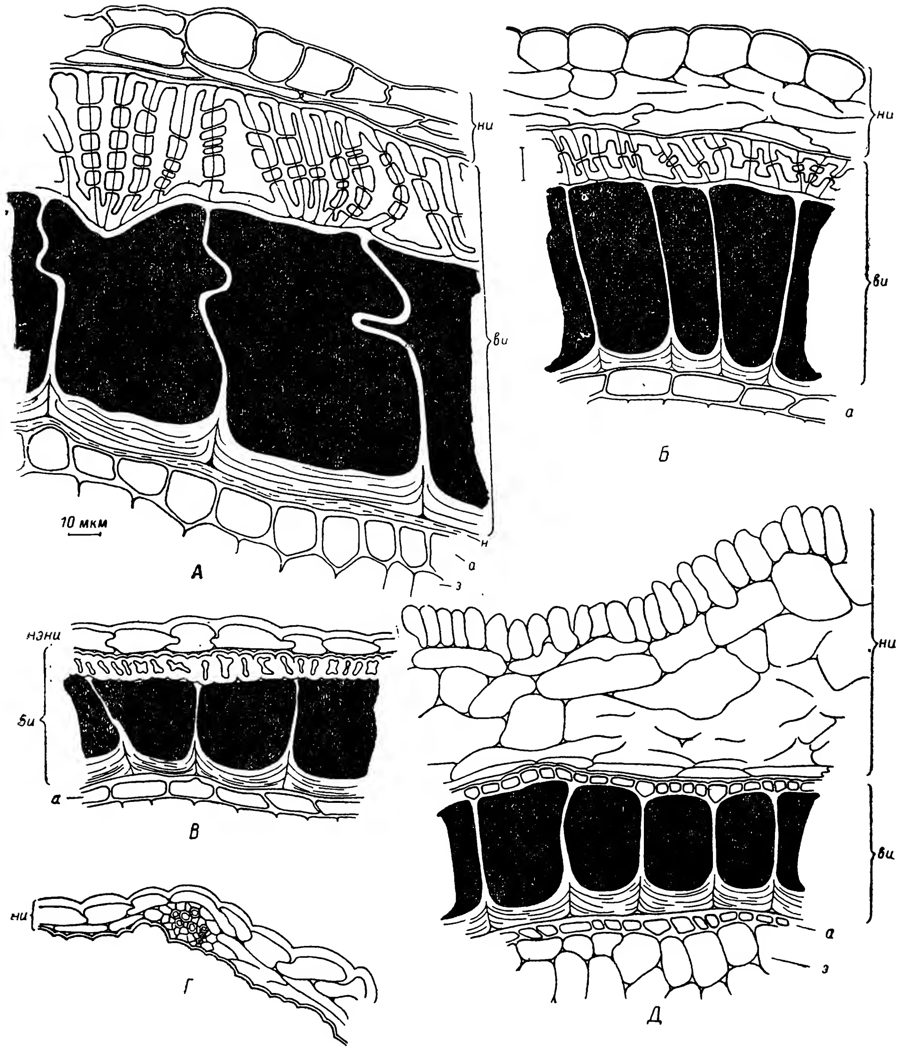


Рис. 2. Строение семенной кожуры.

А — *Aechmea bracteata*; **Б** — *A. bromeliifolia*; **В, Г** — *A. luddemanniana*; **Д** — *Billbergia magnifica*; *ни* — производные наружного интегумента, *ви* — производные внутреннего интегумента, *а* — алейроновый слой, *э* — эндосперм, нэни — наружная эпидерма наружного интегумента, *н* — нуцеллус.

ется ребристость за счет увеличения числа слоев интегументальной паренхимы и размеров клеток. В одном из ребер проходит семенной шов. Однослойная внутренняя эпидерма наружного интегумента состоит из плоских, горизонтально вытянутых клеток. Если размягчить сухую зрелую ягоду и осторожно извлечь семена, то наружные покровы сохраняются. При длительном хранении сухих семян наружный интегумент, как правило, разрушается и тогда поверхность семени становится неровной, темно-бурой.

Палисадный слой внутреннего интегумента не отличается от такового у рода *Aechmea*, только имеет еще более темную окраску. Наружная эпидерма внутреннего интегумента по сравнению с видами *Aechmea* слабо развита: она образована мелкими клетками без содержимого, с неутолщенными клеточными стенками. Боковые клеточные стенки легко сминаются и отрываются при изготовлении срезов вместе с наружным интегументом, а нижние остаются соединенными с верхней клеточной стенкой палисадного слоя, и тогда кажется, что верхняя клеточная стенка палисадного слоя четковидно утолщена. При внимательном рассмотрении даже при малых увеличениях всегда хорошо видны межклетники на границе двух слоев эпидермы — они и дают картину четковидного утолщения.

Строение эндосперма, как у *Aechmea*, остатки нуцеллярной ткани не обнаружены.

Род *Bromelia*. У недозрелых семян *B. balansae* размером 2 мм с мягким желеобразным эндоспермом наружный интегумент состоит из 4—5 клеточных слоев, число которых по мере приближения к семенному шву увеличивается до десяти. Клетки внутренней эпидермы имеют утолщенные нижние тангентальные клеточные стенки (рис. 3, *А*). Отдельные крупные клетки интегументальной паренхимы содержат пучки игольчатых рафид. Внутренний интегумент двуслойный, в области семенного шва — трехслойный. Клетки наружной эпидермы вытянуты тангентально; клетки внутренней эпидермы вытянуты радиально (вблизи рубчика они квадратные), с густой цитоплазмой и крупными ядрами. Наружный и внутренний интегументы разделены кутикулярными слоями.

Сухие семена *B. nidus-puella* матовые, слабо морщинистые, линзовидные, почти черные. На поверхности семени после его размягчения обнаруживается тонкий, плотный, бесцветный покров. Он образован несколькими рядами крупных клеток без содержимого и является производным наружного интегумента (рис. 3, *Б*). Внутренняя эпидерма состоит из больших, вытянутых в длину клеток, с сильным утолщением поперечных клеточных стенок, граничащих с внутренними слоями семенной кожуры и отделенных от них кутикулой. Следующие ряды клеток деформированы и местами разрушены. Наружные клеточные стенки наружной эпидермы утолщены и покрыты слоем кутикулы. Внутренний интегумент, вероятно, также является многослойным. Структура наружной эпидермы внутреннего интегумента достаточно хорошо выявляется: она образована прямоугольными толстостенными клетками. Внутренние слои (вероятно, их три, включая внутреннюю эпидерму внутреннего интегумента) очень деформированы и определяются лишь по узким клеточным полостям и слоистым оболочкам; клеточные оболочки, как и у предыдущих видов, темно окрашены.

Итак, в наружных покровах рода *Bromelia* имеются наружная и внутренняя эпидермы наружного интегумента, покрытые кутикулой, и интегументальная паренхима. По строению семенной кожуры род резко отличается от двух предыдущих многослойностью и отсутствием типичного палисадного слоя. Кроме того, в семени сохраняется облитерированный слой нуцеллуса и двух-трехрядный алейроновый слой эндосперма (рис. 3, *В*). Таким образом, у исследованного вида все ткани, образующие семя, многослойные, массивные, что, по-видимому, связано с экологией.

Форма семян и особенности строения производных наружного интегумента в семенной кожуре у представителей подсемейств *Pitcairnioideae* и *Tillandsioideae* достаточно изучены (Szidat, 1922; Rohweder, 1956) и не вызывают сомнений. Поэтому мы приводим только характеристику производных внутреннего интегумента.

Род *Pitcairnia*. Как и у представителей подсем. *Bromelioideae*, внутренний интегумент *P. xanthocalyx* состоит из двух слоев, но отличается строением составляющих его клеток. Наружная эпидерма образована плотно сомкнутыми прямоугольными, почти квадратными клетками. Только в области семенного шва они слабо сжаты с боков и вытянуты радиально (рис. 3, *Г*). Верхние клеточные стенки (на границе с наружным интегументом) имеют значительные слоистые утолщения, которые переходят и на боковые стенки, резко уменьшаясь в самой нижней части. Полость клеток местами едва заметна (рис. 3, *Г*). Внутренние стенки, граничащие с внутренней эпидермой, утолщений не имеют. От наружного интегумента они отделены толстым слоем кутикулы. Внутренняя эпидерма внутреннего интегумента состоит из тонкостенных, поперечно (горизонтально) вытянутых клеток с темным содержимым.

Подобное строение имеют производные внутреннего интегумента в семенной кожуре остальных изученных видов подсемейства (*P. mirabilis*, *P. paniculata*, *Lindmania penduliflora*, *Dyckia brevifolia*), различающиеся лишь размерами клеток и степенью утолщения клеточных стенок.

Род *Vriesea*. Производные внутреннего интегумента *V. rodigasiana* также представлены в семенной кожуре двумя слоями. Клетки наружной эпидермы имеют по сравнению с представителями предыдущего подсемейства более слабые утолщения клеточных стенок; внутренние стенки остаются тонкими.

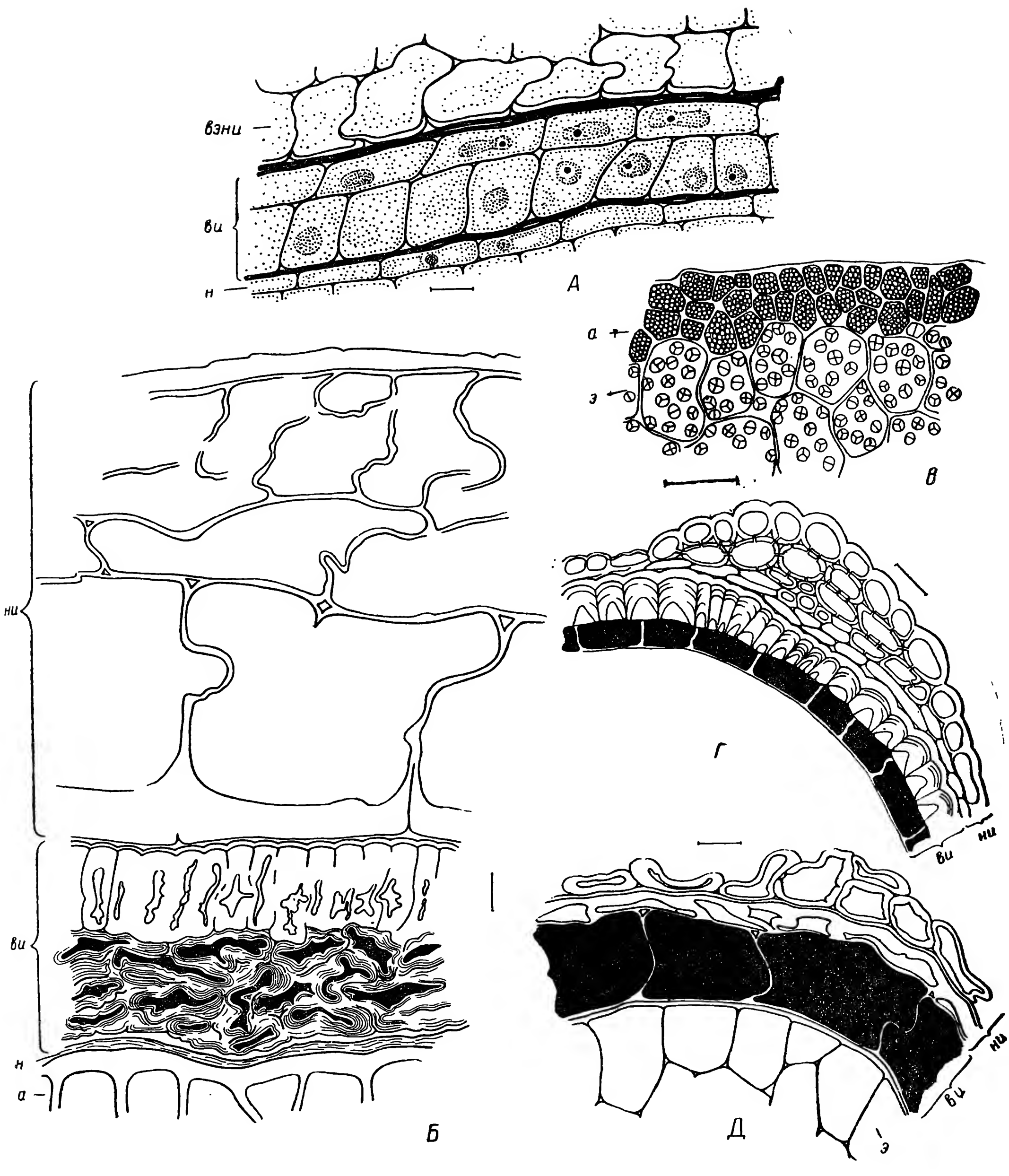


Рис. 3. Строение семенной кожуры.

А — *Bromelia balansae*; **Б, В** — *B. nidus-puella*; **Г** — *Pitcairnia xanthocalyx*; **Д** — *Guzmania monostachia*, *вэни* — внутренняя эпидерма наружного интегумента. Остальные обозначения, как на рис. 2.

Внутренняя эпидерма из крупных тонкостенных клеток с темным содержимым.

Род *Guzmania*. Общий план строения внутреннего интегумента сохраняется в семенной кожуре *G. monostachia*, *G. erythrolepis* (рис. 3, *Д*). Только наружная эпидерма состоит из деформированных клеток со значительным утолщением боковых и наружных стенок, так что полости клеток не всегда различимы. В последнем случае создается впечатление, что внутренний интегумент образован одним слоем клеток, имеющих сильно утолщенную верхнюю клеточную стенку. Однако межклетники почти всегда сохраняются и позволяют понять структуру внутренних слоев семенной кожуры. Палисадный слой, как и у видов предыдущих подсемейств, имеет темное содержимое.

Обсуждение

Фактический материал показывает, что семенная кожура у ряда видов сем. *Bromeliaceae* имеет однотипное строение, являясь производной обоих интегументов. Наибольшая стабильность свойственна внутреннему интегументу, который представлен, как правило, двумя слоями; число слоев наружного интегумента и степень их участия в образовании семенной кожуры варьируют в пределах подсемейств, но у зрелых семян всегда сохраняются производные наружного интегумента. Установлено также, что у ряда видов подсем. *Bromelioideae* образуются семена с сочными покровами и даже с ариллоидными придатками. Между тем при описании этого подсемейства обычно отмечают, что для его представителей характерны голые семена, не имеющие каких-либо выростов или придатков, и противопоставляют по этому признаку двум другим подсемействам (*Pitcairnioideae* и *Tillandsioideae*), где семена не голые и имеют придатки. Однако следует подчеркнуть, что наружный интегумент всегда присутствует в покровах свежесобранных семян *Bromelioideae*, так как только в этом состоянии сочные наружные покровы выполняют свою функцию диссеминации. Именно по этому признаку Fr. Müller (1896) делил подсем. *Bromelioideae* на группы *Sarcospermae* и *Sclerospermae*. К первой группе он относил роды *Aechmea*, *Billbergia*, *Nidularia*, подчеркивая, что их семена с нежными, сочными покровами поедают птицы, муравьи и другие мелкие животные. У сухих семян степень сохранности слоев наружного интегумента, вероятно, связана с длительностью и условиями их хранения. Как сказано выше, при размягчении целых плодов наружный интегумент и остатки ариллоидов всегда выявляются. Слои наружного интегумента лучше всего сохраняются у *Aechmea luddemanniana* за счет особо прочного соединения эпидермальных клеток между собой и с внутренним интегументом. Хуже всего сохраняется наружный интегумент у *Billbergia magnifica*, что связано со слабым развитием наружной эпидермы внутреннего интегумента, которая легко разрушается; при этом, естественно, теряются ткани, лежащие кнаружи от нее. По собственным наблюдениям и данным других авторов можно назвать следующие роды подсем. *Bromelioideae*, которые имеют в составе семенной кожуры производные наружного интегумента, образующие сочный покров: *Aechmea*, *Acanthostachys*, *Araeococcus*, *Hohenbergia*, *Billbergia*, *Nidularia*. У других родов, относящихся к группе *Sclerospermae* (*Bromelia*, *Ananas*), производные наружного интегумента образуют грубую, жесткую семенную кожуру при сочном перикарпе (Müller, 1896).

Судя по выявленному нами строению семенной кожуры, у рода *Bromelia* производные наружного интегумента могут образовывать многослойную прочную защитную ткань. Описание и схематическое изображение семенной кожуры у этого рода (*B. fastuosa*) приводит только Szidat (1922). Он отмечает отсутствие палисадного слоя, вместо которого имеется «темный» слой волокнистого строения без видимой клеточной структуры (на его рисунке он просто заштрихован). Располагающийся снаружи от него слой крупных кожистых клеток неправильной формы без клеточного содержимого Szidat принимает за наружную эпидерму внутреннего интегумента. Netolitzky (1926), Smith, Downs (1974) считают, что клетки внутреннего слоя внутреннего интегумента вытягиваются и полностью исчезают. Они не описывают наружного слоя внутреннего интегумента и не приводят рисунка строения семенной кожуры для рода *Bromelia*, отмечая лишь отсутствие наружного интегумента. Нам удалось показать, что темный слой представляет собой несколько слоев внутреннего интегумента, а остальные слои, отделенные от внутреннего интегумента кутикулой, являются производными наружного интегумента.

По строению семенной кожуры род *Bromelia* вообще стоит особняком в семействе, так как имеет многорядный наружный и внутренний интегументы, многорядный алейроновый слой и хорошо различимые остатки нуцеллярной ткани. Poisson (1877) считает, что для подсем. *Bromelioideae* вообще характерно присутствие однослойного нуцеллуса. Однако у многих рас *Ananas sativus* эндосперм никогда не развивается, а нуцеллус разрастается и заполняет весь зародышевый мешок (Harms, 1930). Таким образом, в пределах подсем. *Bromelioideae* прослеживается интересный эволюционный ряд: семена с хорошо развитым периспермом (*Ananas*), семена с заметными остатками нуцеллярной ткани (*Bromelia*) и, наконец, семена со скудными следами нуцеллуса или без них (*Aechmea*, *Billbergia*) и хорошо развитым эндоспермом.

Итак, в подсем. *Bromelioideae* производные наружного интегумента в той или иной степени принимают участие в образовании наружных слоев семенной кожуры в зрелом семени и в этом отношении подсемейство не отличается от двух других. У *Pitcairnioideae* производные наружного интегумента полностью сохраняются, покрывая семена сплошным слоем, и участвуют в образовании придатков, выполняющих функцию летательного аппарата. Ряд родов этого подсемейства (*Pitcairnia*, *Lindmania*) имеют удлинение над халазой в виде ариллоидного придатка, подобного описанному нами для видов подсем. *Bromelioideae*.

В подсем. *Tillandsioideae* молодые семена окружены плотными слоями наружного интегумента; при созревании семян наружные слои наружного интегумента образуют зонтиковидную летучку, сохраняющую связь с семенем только в области микропиле. Внутренняя эпидерма наружного интегумента покрывает себя более или менее сплошным слоем (Rohweder, 1956). Иными словами, наружные слои наружного интегумента не теряют связи с семенем при образовании как летучки (у *Tillandsioideae*), так и слизи (у *Bromelioideae*). Следовательно, и по наличию придатков, и по строению наружного интегумента и его сохранности в семени подсем. *Bromelioideae* не может противопоставляться двум другим.

В подсемействах *Tillandsioideae* и *Pitcairnioideae* семена, как правило, имеют двуслойный внутренний интегумент со стабильной структурой слагающих его элементов.

Таким образом, сем. *Bromeliaceae* характеризуется единым планом строения производных внутреннего интегумента в покровах семени, разнообразным строением и одинаковым назначением производных наружного интегумента и в целом по строению семенной кожуры проявляет большую однотипность (исключая род *Bromelia*).

ЛИТЕРАТУРА

Harms H. (1930). *Bromeliaceae*. In: A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2 ed., 15a. — Müller Fr. (1896). Die *Bromelia silvestris* der Flora fluminensis. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 14, 5. — Netolitzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen—Samen. Handbuch der Pflanzenanatomie. 10. Berlin. — Poisson J. (1877). Du siége des matières colorées dans la graine. Bul. Soc. Bot. France, 24, 280. — Rohweder O. (1956). Die *Farinosae* in der Vegetation von El Salvador. Univ. Hamburg Abhandl. Gebiet Auslandskunde, 61. — Smith L., Downs R. (1974). *Pitcairnioideae* (*Bromeliaceae*). In: Flora Neotropica. Monograph., 14, 1. — Szidat L. (1922). Die Samen der Bromeliaceen in ihrer Anpassung an den Epiphytismus. Bot. Arch., 1, 29.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 18 III 1982.

УДК 581.47 : 582.675

И. Г. Гавриленко

КАРПОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ ВИДОВ (СЕКЦИИ *OMALOPHYSA, BAICALENSIA, ERYTHRANDA*) РОДА *THALICTRUM* (*RANUNCULACEAE*)

I. G. GAVRILENKO. A CARPOLOGICAL STUDY OF FAR-EASTERN SPECIES (SECTIONS *OMALOPHYSA*, *BAICALENSIA*, *ERYTHRANDA*) OF THE GENUS *THALICTRUM* (*RANUNCULACEAE*)

Изучено морфологическое и анатомическое строение плодов четырех дальневосточных видов рода *Thalictrum* секций *Omalophysa*, *Baicalensia* и *Erythranda*. Карпологические признаки являются отличительными на уровне секций. В секции *Erythranda* виды *T. petaloideum* и *T. sachalinense* различаются деталями морфологического и анатомического строения плодов.

Впервые систему рода *Thalictrum* L. предложил А. Р. De Candolle (1817), выделив три секции: *Thalictrum* DC., *Physocarpum* DC. и *Tripterium* DC., которые

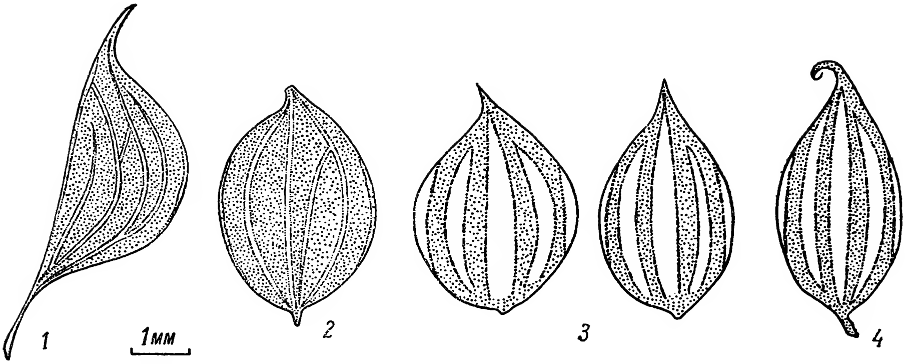


Рис. 1. Плоды *Thalictrum sparsiflorum* (*1*), *T. baicalense* (*2*), *T. petaloideum* (*3*), *T. sachalinense* (*4*).

приняты во «Флоре СССР» (Невский, 1937). При изучении отечественных видов секции *Physocarpum* s. str. (Горовой, Гавриленко, 1981) показано, что к этому таксону в СССР относятся только два дальневосточных василистника: *T. filamentosum* Maxim. и *T. tuberiferum* Maxim. В секцию *Physocarpum* С. А. Невский (1937) включает *T. sparsiflorum* Turcz., *T. baicalense* Turcz. ex Ledeb. и *T. sachalinense* Lecoy. Японские авторы (Tamura, 1968; Emura, 1972) *T. sparsiflorum* рассматривают в секции *Omalophysa* Turcz., которую впервые выделил Н. С. Турчанинов в работе Ф. Фишера и К. Мейера (Fischer, Meyer, 1835). Своеобразный вид *T. baicalense* по системе М. Tamura (1968) относится к подсекции *Baicalensia*

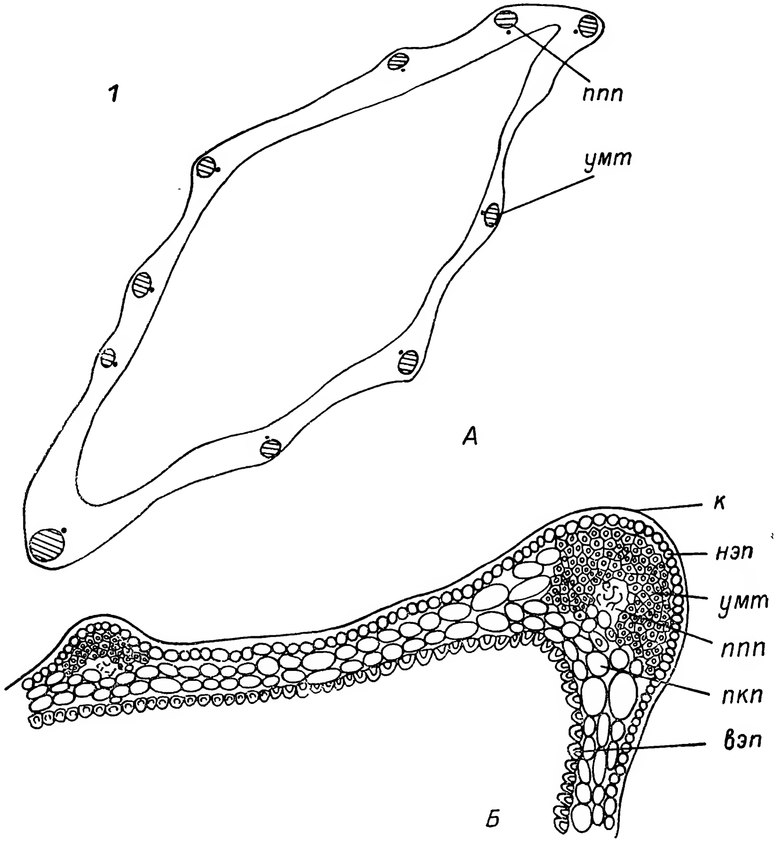


Рис. 2. Анатомическое строение околоплодника *Thalictrum sparsiflorum* (*1*) и *T. baikalense* (*2*).

А — схема поперечного среза, *Б* — поперечный срез плодика (детальное строение). *к* — кутикула, *нэп* — наружная эпидерма перикарпия, *умт* — участок механической ткани, *пкп* — паренхимные клетки перикарпия, *ппп* — проводящий пучок перикарпия, *вэп* — внутренняя эпидерма перикарпия. Здесь и на рис. 3 увел.: *А* — 24.5, *Б* — 105.

Tamura секции *Erythranda* Boivin, а у K. Emura (1972) — к монотипной секции *Baicalensia* (Tamura) Emura. Азиатский вид *T. petaloideum* L. отнесен De Candolle (1817) к секции *Thalictrum*, а в 1944 г. перенесен в новую секцию *Erythranda* Boivin (Boivin, 1944). В эту же секцию включен и описанный C. Lecoyer в 1885 г. *T. sachalinense*. Обособление секций *Omalophysa*, *Baicalensia* и *Erythranda* основано на особенностях морфологического строения плодов.

Материалом для нашей работы послужили плоды видов рода *Thalictrum* из гербария Тихоокеанского института биоорганической химии ДВНЦ АН СССР (ТИБОХ), собранные в Приморском крае, Амурской и Сахалинской областях в 1964—1981 гг. Анатомию околоплодника исследовали на поперечных срезах средней части зрелых плодов, которые предварительно размачивали в смеси спирта, воды и глицерина (1 : 1 : 1). Срезы окрашивали фуксином и исследовали временные препараты.

У представителей секции *Omalophysa* плодики сжатые, с хорошо развитой ножкой 3—7 мм дл., брюшной шов выпуклый, спинная жилка слегка выпуклая или вогнутая. Пестик 1.5—2 мм дл., рыльце без расширения, удлиненное (Emura, 1972).

T. sparsiflorum (тип секции) отличается от других видов рода повислыми на коротких ножках, плоскими с дугообразными жилками плодами (рис. 1, *1*). На поперечном срезе они овально-ромбические (рис. 2, *1*, *А*), ребра хорошо выражены и число их колеблется от 8 до 12. Межреберные участки тонкие, состоят из двух слоев мелких паренхимных клеток (рис. 2, *1*, *Б*). В ребрах четко выражены механические элементы. В каждом ребре есть сосудистые пучки. Клетки внутренней эпидермы с одревесневшими неравномерно утолщенными стенками. Механическая ткань в ребрах располагается под эпидермальным слоем. Эпидер

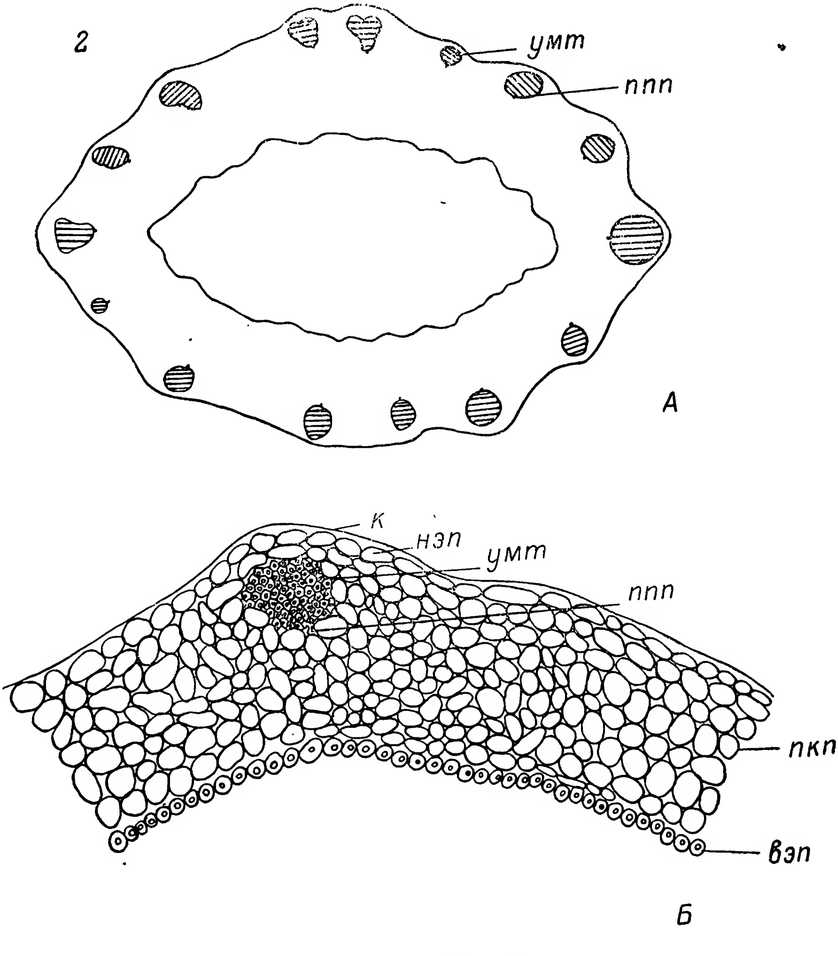


Рис. 2 (*продолжение*).

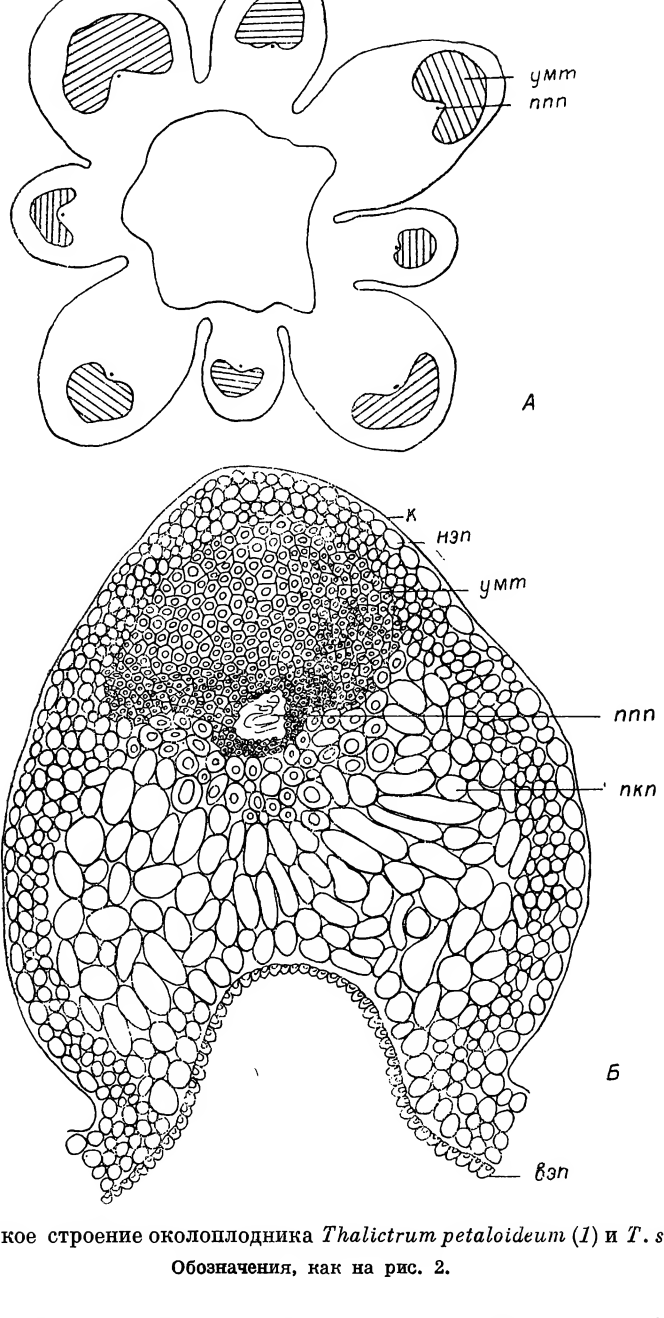


Рис. 3. Анатомическое строение околоплодника *Thalictrum petaloideum* (*1*) и *T. sachalinense* (*2*).
Обозначения, как на рис. 2.

мальные клетки мелкие, округлые, одинаковые по всему срезу. Диагностическими признаками вида могут быть размер и форма (округлые) эпидермальных клеток, отсутствие паренхимных клеток между эпидермальным слоем и механической тканью, наличие только двух паренхимных слоев в межреберных участках.

T. baicalense имеет вздутые, шаровидно-яйцевидные, деревянистые, с многочисленными жилками плоды (рис. 1, *2*). Emura (1972) считает, что этих признаков достаточно для выделения секции. Проведенное нами анатомическое исследование околоплодника *T. baicalense* показало, что характерной чертой вида является своеобразное строение внутренней эпидермы (рис. 2, *2*, *А*, *Б*). У всех изученных ранее видов рода *Thalictrum* (Нуралиева, Медведева, 1969; Emura, 1972; Пономаренко, Берестецкая, 1981) стенки клеток внутренней эпидермы

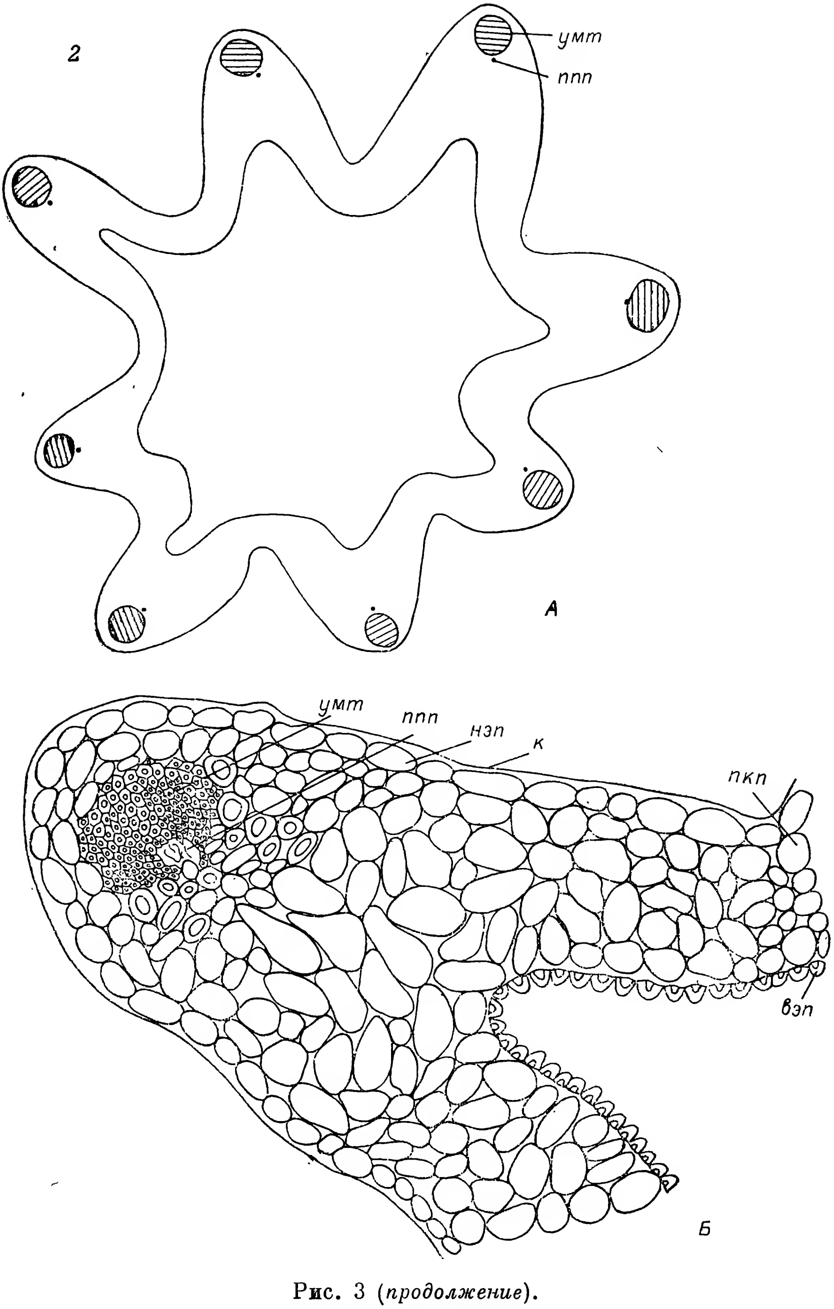


Рис. 3 (*продолжение*).

одревесневшие, неравномерно утолщенные. У *T. baicalense* стенки клеток внутренней эпидермы также одревесневшие, но утолщены они равномерно. Вероятно, этот признак имеет «наибольший таксономический вес» и является диагностическим для секции *Baicalensia*, так как такое строение обнаружено пока только у *T. baicalense*.

Секция *Erythranda* выделена по трем морфологическим признакам: 1) «почти сжатым» плодам, сидячим или на короткой ножке, 2) удлиненному носику, 3) расширенным тычиночным нитям (Boivin, 1944). Из дальневосточных василистников к секции *Erythranda* относятся 2 вида: *T. petaloideum* (тип секции) и *T. sachalinense* (рис. 1, *3*, *4*). Плодики их имеют сходную форму и по три ребра на спинной и брюшной сторонах. Однако у *T. petaloideum* плодики сидячие, без носика на верхушке, у *T. sachalinense* — на ножке (1—2 мм дл.) и с закрученным носиком.

Во «Флоре СССР» Невский (1937) отмечает, что *T. sachalinense* близок к *T. sparsiflorum* и ничем, кроме характера соцветия, от него не отличается. Сравнительное анатомическое исследование плодиков *T. sachalinense* и *T. petaloideum* показало, что эти виды имеют сходную структуру перикарпия и одинаковое число ребер (8). Но ребра у *T. petaloideum* на поперечном срезе округлые (рис. 3, *1*, *А*, *Б*), а у *T. sachalinense* вытянутые, продолговатые (рис. 3, *2*, *А*. *Б*). Паренхимные клетки в межреберных участках и под эпидермальным слоем у *T. petaloideum* гораздо мельче, чем у *T. sachalinense*. В межреберных участках у *T. petaloideum* находятся 3 слоя паренхимных клеток, а у *T. sachalinense* — 5. Механические элементы более развиты в ребрах у *T. petaloideum*.

Виды *T. petaloideum* и *T. sachalinense* имеют разные ареалы и экологию. Ареал *T. petaloideum* охватывает Западную и Восточную Сибирь, Монголию, п-ов Корею, Амурскую обл., Северо-Восточный Китай (Невский, 1937; Nakai, 1952; Воробьев и др., 1966; Kitagawa, 1979). Растет на щебнистых известковых склонах и на степных лугах. Изолированные местонахождения этого вида находятся на известняках побережья Японского моря в Ольгинском р-не Приморского края: пос. Веселый Яр, 26 VIII 1930, И. Шишкин (LE); пос. Мономахово, VII 1968, Н. С. Павлова (VLA) (Бойко, Старченко, 1981).

Распространение *T. sachalinense* ограничено островами Сахалин, Кунашир, Шикотан и Хоккайдо (Невский, 1937; Воробьев и др., 1974; Emura, 1972). Указывается этот вид также и для п-ова Корея (Ohwi, 1965). Растет на разнотравных лугах и на опушках смешанных лесов.

Морфологическое и анатомическое исследование околоплодника представителей трех восточно-азиатских секций показало обособленность этих таксонов. Виды секции *Erythranda* (*T. petaloideum* и *T. sachalinense*) имеют сходную структуру, но различаются в деталях анатомического и морфологического строения плодов.

Автор выражает благодарность П. Г. Горовому за помощь при выполнении работы и написании статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Бойко Э. В., Старченко В. М. (1981). Флористические находки в бассейне Амура. Изв. СО АН СССР, сер. биол., 2. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. Л., Наука. — Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Гурзенков Н. Н., Доронина Ю. А., Егорова Е. М., Нечаева Т. И., Пробатова Н. С., Толмачев А. И., Черняева А. М. (1974). Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л., Наука. — Горовой П. Г., Гавриленко И. Г. (1981). Таксономия дальневосточных видов секции *Physocarpum* рода *Thalictrum* (*Ranunculaceae*). Бот. ж., 66. 9. — Невский С. А. (1937). Род Василистник — *Thalictrum* L. В кн.: Флора СССР, 7. М.; Л., Изд. АН СССР. — Нуралиева Ж. С., Медведева Р. Г. (1969). Анатомическое строение *Thalictrum foetidum* L. Растит. ресурсы, 5, 3. — Пономаренко С. Ф., Берестецкая Т. Б. (1981). Сравнительно-морфологический анализ перикарпа и спермодермы видов семейства *Ranunculaceae* Juss. с односеменным нераскрывающимся плодиком. Изв. АН СССР, сер. биол., 2. — Boivin B. (1944). American *Thalictra* and their old world allies. Rhodora, 46.— Candolle A. P. de. (1817). Regni vegetabilis systema naturale, 1. Paris. — Emura K. M. H. (1972). Cytotaxonomical studies on the genus *Thalictrum* in Eurasia with special reference to Japanese species. J. Fac. Sci. Univ. Tokyo, Sect. 3, Botany, 11, 3—4. — Fischer F. E. L., Meyer C. A. (1835). Index seminum, quae Hortus botanicus Imperialis Petropolitanus pro mutua commutatione offert, 1. — Kitagawa M. (1979). Neo-Lineamenta Florae Manshuricae. Vaduz. — Nakai T. (1952). Synoptical sketch of Korean flora. Bul. Nat. Sci. Mus. (Tokyo), 31. — Ohwi J. (1965). Flora of Japan. Washington. — Tamura M. (1968). Morphology, ecology and phylogeny of the *Ranunculaceae*, VIII. Sci. Rep. Osaka Univ., 17.

Тихоокеанский институт биоорганической химии
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 6 IV 1982.

УДК 581.483 : 582.948.2

В. А. Верещагина

РАЗВИТИЕ ЭНДОСПЕРМА У *PULMONARIA* (*BORAGINACEAE*)

V. A. VERESHCHAGINA. THE DEVELOPMENT OF ENDOSPERM IN *PULMONARIA* (*BORAGINACEAE*)

При изучении развития эндосперма у *Pulmonaria obscura* и *P. mollissima* установлено несоответствие полученных автором данных имеющимся в литературе. Развитие эндосперма у *Pulmonaria* отнесено к гелобиальному типу.

Сем. *Boraginaceae* A. L. de Jussieu, насчитывающее более 200 видов, недостаточно изучено в сравнительно-эмбриологическом отношении (Тахтаджян, 1966). Сведения, имеющиеся в сводках K. Schnarf (1931) и G. Davis (1966), дают лишь общее представление о его эмбриологии. Эти данные, а также результаты более позднего изучения бурачниковых из флоры Индии и сообщения польских исследователей (Venkateswarlu, Atchutaramamurti, 1955; Khanna, 1964a, b; Tasneem, 1967; Nagaraj, Tasneem, 1968; Malecka, 1975, 1977; Toks, 1976; Khaleel, 1974, 1975, 1977, 1978) показывают, что наиболее интересной и дискуссионной стороной эмбриологии этого семейства является развитие эндосперма.

Сем. *Boraginaceae* включает пять подсемейств (Доброчаева, 1981): *Cordioideae*, *Ehretioideae*, *Heliotropioideae*, *Boraginoideae*, *Wellstedioideae*. Эмбриологические данные о подсем. *Wellstedioideae* нам неизвестны. У *Cordioideae*, *Ehretioideae*, *Heliotropioideae* эндосперм клеточный, у *Boraginoideae* описаны нуклеарный, целлюлярный и гелобиальный типы эндосперма. К гелобиальному типу относят, например, развитие эндосперма у *Echium plantagineum*, однако это мнение дискуссионно. В серии работ B. Swamy с соавторами (Swamy, Ganapathy, 1957; Swamy, Parameswaran, 1963; Swamy, Krishnamurthy, 1973; Swamy, 1974) высказано убеждение, что предполагаемые случаи гелобиального эндосперма у двудольных, в частности у бурачниковых, представляют собой отклонения развития от нуклеарного и целлюлярного типов. Эта точка зрения не является общепринятой. После изучения эмбриологии *Echium vulgare* J. Malecka (1975) вновь высказала мнение, что эндосперм у этого вида, как и у *E. plantagineum*, развивается по гелобиальному типу. Независимо от нее к этому же заключению мы пришли (Верещагина, 1976, 1979), изучив *E. vulgare* и *E. amoenum*. В пределах рода *Echium* встречается и типичный нуклеарный эндосперм — у *E. russicum* (Верещагина, 1976). Обнаруженные факты разнообразия в развитии эндосперма у *Boraginoideae* не только в пределах подсемейства, но даже одного рода требуют детального исследования их с этой стороны.

Своеобразно развитие эндосперма у *Lycopsis arvensis* (Schnarf, 1931). После второго деления ядра центральной клетки образуется клеточная стенка, отделяющая боковую клетку (laterale Kammer, по терминологии К. Шнарфа), в которой затем формируются четыре гипертрофированных ядра, напоминающих ядра антипод, в то время как в центральной клетке (zentrale Kammer) формируется нуклеарный эндосперм. Подобным образом, согласно Schnarf, развивается эндосперм у *Symphytum*, *Anchusa*, *Nonnea*, *Pulmonaria*, относящихся также к подсем. *Boraginoideae*.

Однако, изучая эмбриологию *Pulmonaria*, мы обнаружили несоответствие наблюдаемых картин описанным выше. В связи с этим возникла необходимость детального исследования эндоспермогенеза в этом роде.

Материал и методика исследования

Были исследованы *Pulmonaria obscura* Dum. медуница неясная и *P. mollissima* Kern. медуница мягчайшая. Материал собран в 1977—1980 гг. в окрестностях г. Перми, а также в учебно-опытном хозяйстве «Предуралье» Пермского государственного университета. Фиксировали бутоны, цветки на разных стадиях развития, а также завязи после искусственного опыления через каждые 2 ч в течение первых суток, а затем через 24 ч в течение 5 суток. В качестве

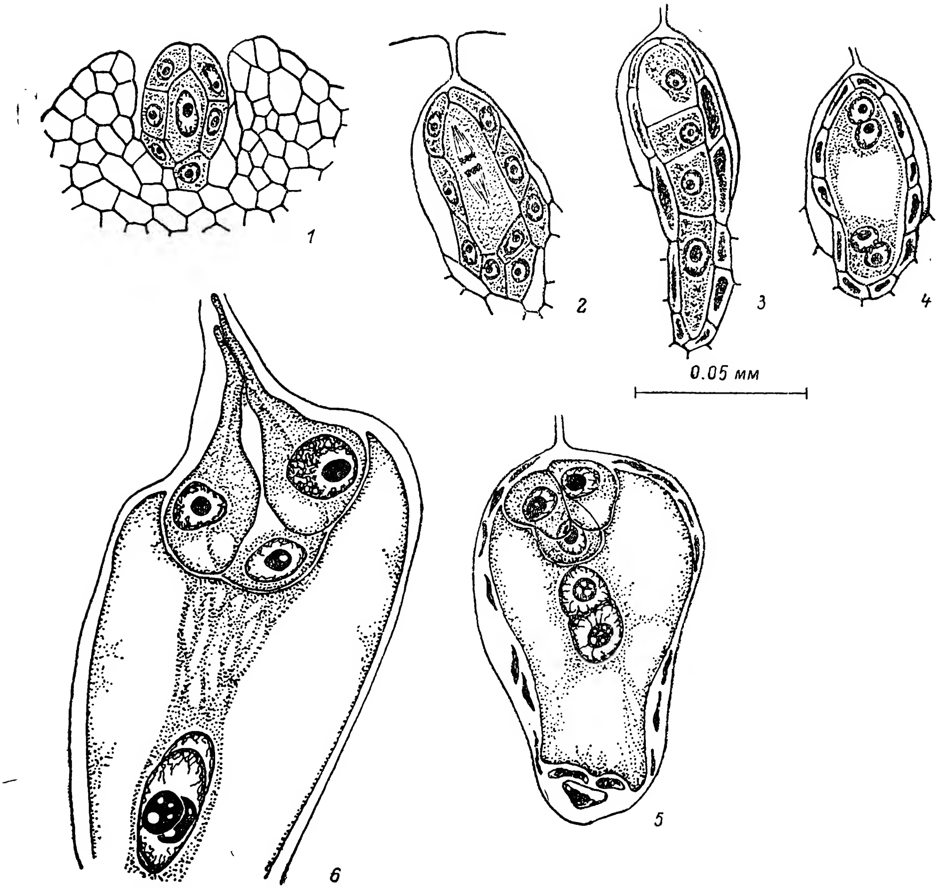


Рис. 1. Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка у *Pulmonaria*.

1 — мегаспороцит в нуцеллусе; *2*, *3* — образование тетрады мегаспор; *4* — 4-ядерный зародышевый мешок; *5* — семиклеточный зародышевый мешок, антиподы дегенерируют; *6* — микропилярная часть зрелого зародышевого мешка. *1*, *5*, *6* — *P. mollissima*; *2*—*4* — *P. obscura*.

фиксаторов использовали спиртуксусную и спиртпропионовую кислоты (3 : 1). Обработку фиксированного материала вели по общепринятым методикам (Паушева, 1974). Микротомные срезы толщиной 8—12 мкм окрашивали железным гематоксилином по Гейденгайну, фуксинсернистой кислотой по Фёльгену и галлоцианином по Эйнарсону. Для подкраски цитоплазмы использовали светлый зеленый. Рисунки сделаны с помощью микроскопа МБИ-3 и рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследований

В завязи медуниц развиваются 4 семяпочки — по одной в каждом гнезде. Завязь окружена мощно развитым кольцевым нектарником. В нуцеллусе семяпочки субэпидермально закладывается материнская клетка мегаспор (рис. 1, *1*). В результате редукционного деления (рис. 1, *2*) образуется тетрада мегаспор и халазальная мегаспора становится материнской клеткой зародышевого мешка (рис. 1, *3*). Зародышевый мешок развивается по типу Polygonum, зрелый зародышевый мешок 7-клеточный, антиподы недолговечны и быстро дегенерируют (рис. 1, *4*—*5*). После образования клеток зародышевого мешка он быстро увеличивается в размерах (рис. 1, *6*). Слияние полярных ядер и оплодотворение происходят одновременно.

В семяпочках одной завязи возможна некоторая несинхронность развития зародышевых мешков: наряду со зрелыми зародышевыми мешками встречаются зародышевые мешки, достигшие в своем развитии только 4-ядерной стадии.

Как у *P. obscura*, так и у *P. mollissima* наблюдались семяпочки, в которых происходит дегенерация неоплодотворенных зародышевых мешков. Ядра кле-

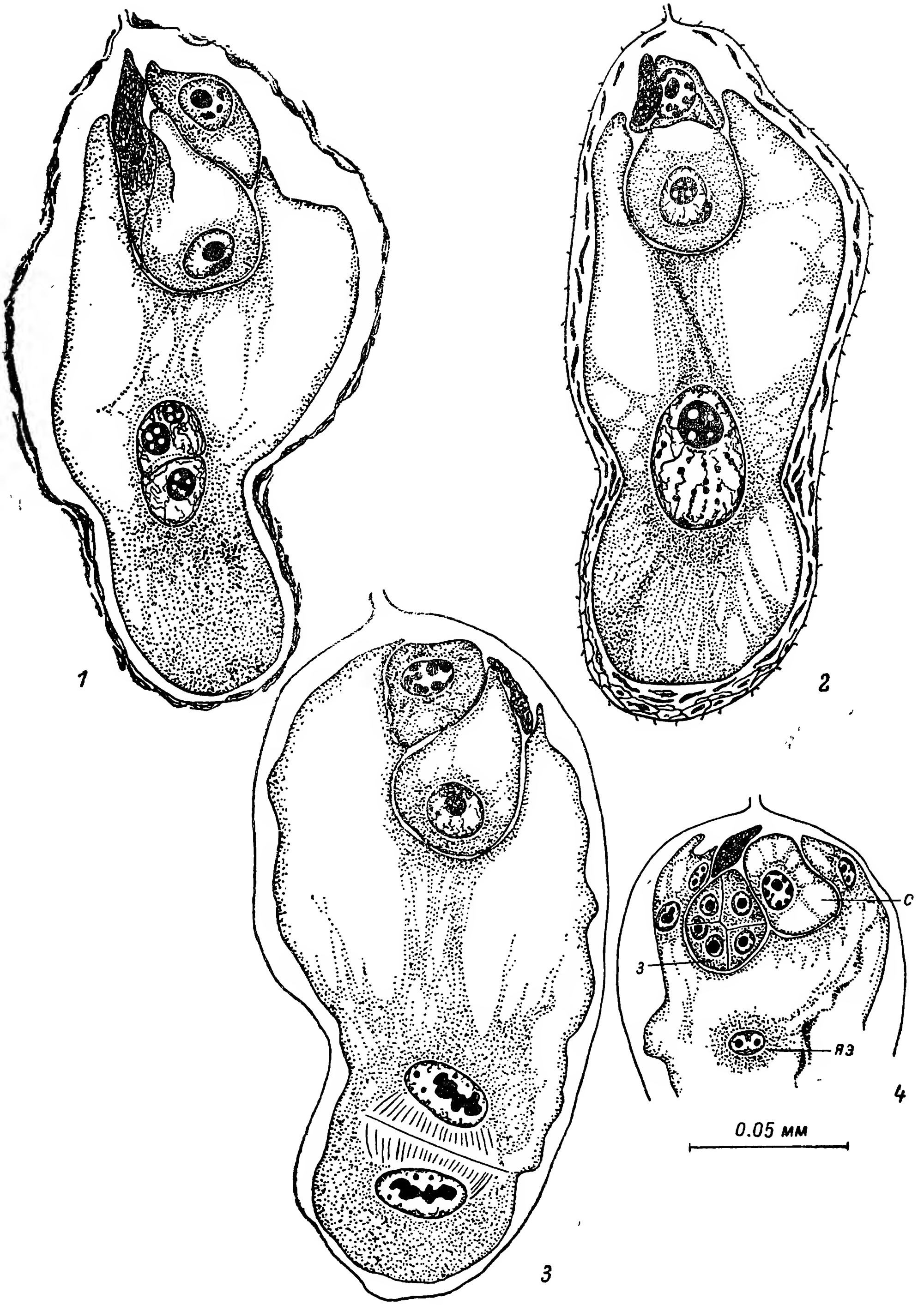


Рис. 2. Двойное оплодотворение и начало развития эндосперма у *Pulmonaria*.

1 — двойное оплодотворение: первый спермий сливается с ядром яйцеклетки, слияние второго спермия с ядром центральной клетки завершилось; *2* — двойное оплодотворение: один спермий в контакте с ядром яйцеклетки, второй — в щели между яйцеклеткой и ядром центральной клетки; *3* — первое деление первичного ядра эндосперма: образование перегородки; *4* — зародыш (*з*), синергида (с) и свободные ядра эндосперма (*яэ*) в центральной клетке. *1*, *3* — *P. obscura*; *2*, *4* — *P. mollissima*.

ток зародышевого мешка при этом становятся пикнотическими, клеточные стенки плохо различимы, в процесс дегенерации вовлекаются внутренние слои клеток интегумента. Дегенерация неоплодотворенных зародышевых мешков наступает в то время, когда в других семяпочках этой же завязи сформированы зародыши булавовидной формы.

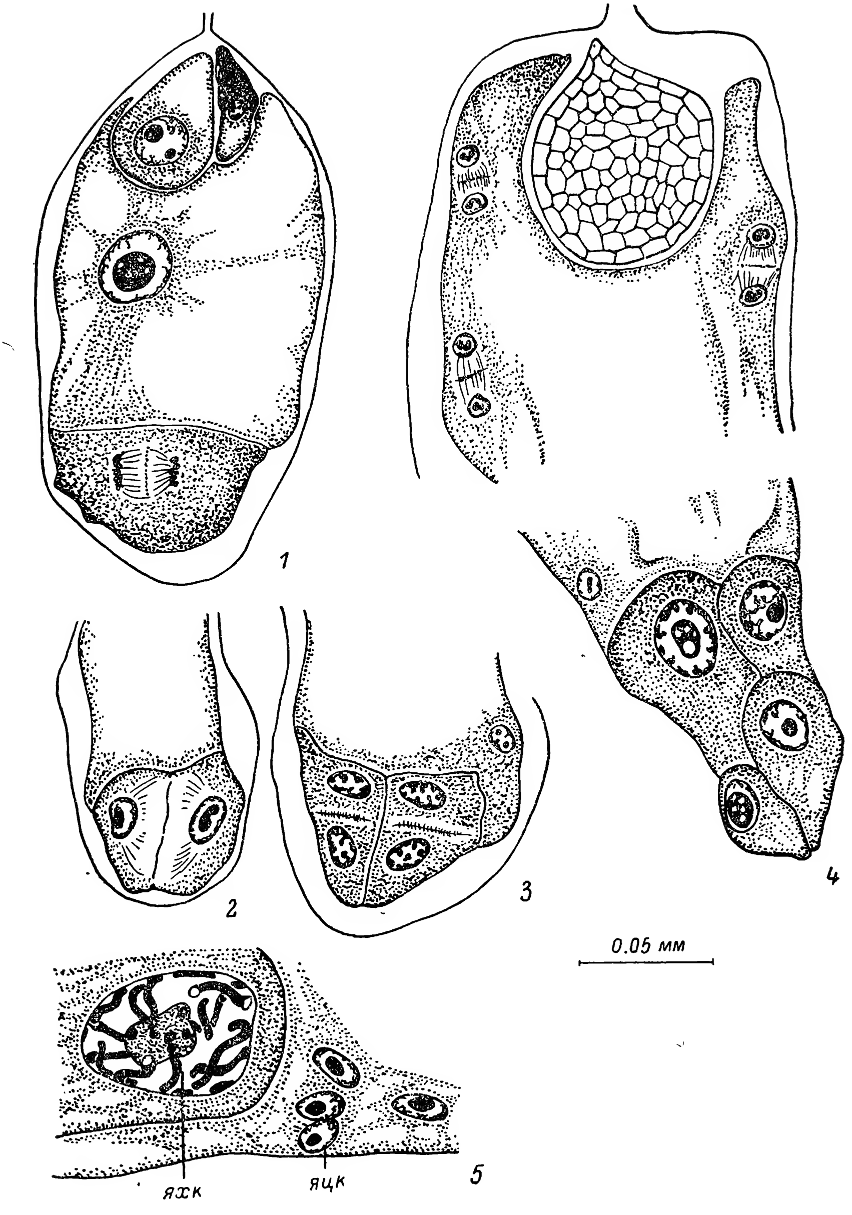


Рис. 3. Развитие эндосперма у *Pulmonaria*.

1 — деление ядра халазальной клетки, анафаза; *2* — цитокинез после деления ядра халазальной клетки; *3* — образование 4 халазальных клеток; *4* — гипертрофированные халазальные клетки, в центральной клетке начало клеткообразования; *5* — ядро халазальной клетки (*яхк*) и ядра эндосперма в центральной клетке (*яцк*).

Оплодотворение у медуниц порогамное, двойное. Пыльцевая трубка при проникновении в зародышевый мешок разрушает синергиду, и спермии попадают в щель между яйцеклеткой и центральной клеткой. Вторая синергида сохраняется до стадии 6—8-клеточного зародыша. Слияние спермия с ядром центральной клетки происходит раньше, чем с ядром яйцеклетки (рис. 2, *1*, *2*). Ко времени полного слияния спермия с ядром яйцеклетки в центральной клетке уже формируется эндосперм (рис. 2, *4*).

Эндосперм медуниц развивается своеобразно, и мы не нашли у бурачниковых аналогичного варианта развития.

Изучение показало, что первое деление первичного ядра эндосперма сопровождается образованием клеточной перегородки (рис. 2, *3*), отделяющей от центральной клетки халазальную часть. Перед делением первичное ядро эндосперма

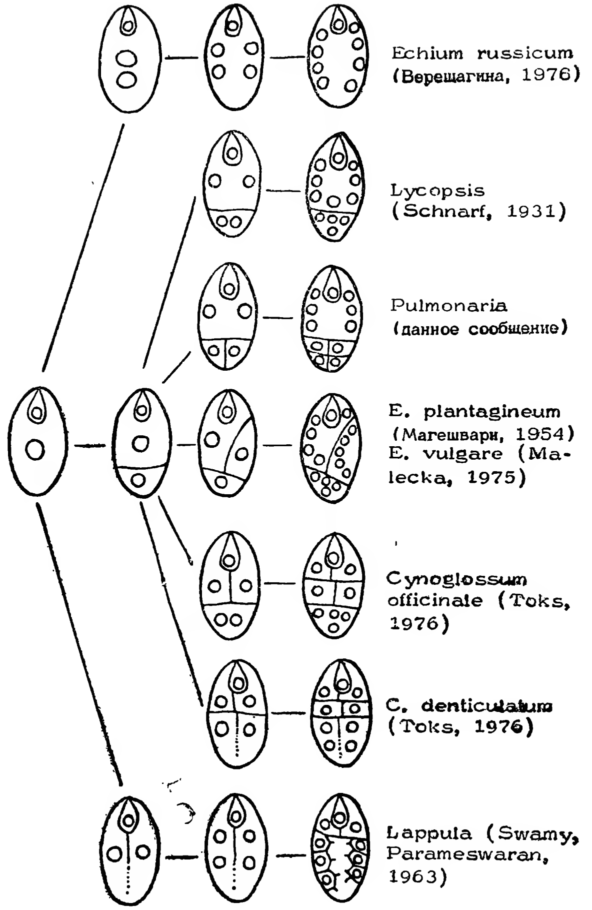


Рис. 4. Схема развития эндосперма в подсемействе *Boraginoideae*.

смещается в халазальную часть зародышевого мешка, заполненную густой цитоплазмой. Образующаяся клетка по размеру меньше центральной, ее ядро еще раз делится, деление сопровождается цитокинезом. Плоскость второй клеточной перегородки перпендикулярна первой (рис. 3, *1—2*). Ядро центральной клетки также делится, но образующиеся ядра остаются свободными, возникает ценоцитная стадия, как при развитии типичного нуклеарного эндосперма.

Халазальные клетки вновь вступают в деление, в результате чего в этой части зародышевого мешка образуются четыре клетки (рис. 3, *3*) и их деления прекращаются, но сами клетки и ядра увеличиваются в размерах (рис. 3, *4*), приобретая грушевидную форму: их узкая часть обращена к халазе, а широкая граничит с центральной клеткой; ядра этих клеток более чем в 3 раза превосходят по величине ядра в центральной клетке (рис. 3, *4—5*). По своей морфологии халазальные клетки имеют вид антипод и, по-видимому, выполняют функцию гаусториев. Клетки такого типа одно- или многоядерные, обычны для бурачниковых; есть сведения, что их ядра полиплоидны, достигая уровня 48 n или 96 n (Malecka, 1975).

В центральной клетке первые ядра эндосперма вначале делятся синхронно, затем синхронность нарушается, клеточные перегородки при делении не образуются. Клеткообразование в центральной клетке начинается, когда зародыш достигает шаровидной стадии. Развитие эндосперма однотипно у ***P. mollissima*** и ***P. obscura***.

Таким образом, в семействе бурачниковых у видов рода *Pulmonaria* обнаружен своеобразный вариант развития эндосперма. Данные по развитию эндосперма у других видов подсем. *Boraginoideae* показывают, что оно отличается удивительным разнообразием (рис. 4). На наш взгляд, здесь намечается ряд промежуточных вариантов, связывающих нуклеарный и целлюлярный типы эндосперма.

Решение вопроса, к какому типу следует отнести развитие эндосперма у *Pulmonaria*, нам представляется следующим образом. Общепринятая классификация типов эндосперма основана на том, сопровождается (целлюлярный тип) или не сопровождается (нуклеарный тип) первое и последующие деления ядер эндосперма образованием клеточных стенок. При гелобиальном типе первое деление происходит с образованием перегородки, при последующих образуются или свободные ядра, или клетки; гелобиальный тип эндосперма описан как у однодольных, так и у двудольных растений (Schnarf, 1931; Магешвари, 1954; Поддубная-Арнольди, 1976; Кордюм, 1978; Яковлев, 1981).

Исследование не подтвердило данных о том, что развитие эндосперма у *Pulmonaria* происходит, как у *Lycopsis*. Отличия заключаются в том, что у *Pulmonaria* деление первичного ядра эндосперма сопровождается образованием клеточной перегородки, в то время как у *Lycopsis* она образуется при последующих делениях ядер эндосперма. У *Pulmonaria* в халазальной части зародышевого мешка образуются 4 одноядерных клетки, у *Lycopsis* — одна 4-ядерная клетка.

На основании эмбриологических данных мы отнесли развитие эндосперма у рода *Pulmonaria* к гелобиальному типу, выделив способ его формирования у исследованных двух видов как вариацию этого типа.

Можно надеяться, что дальнейшие исследования растений из подсем. *Boraginoideae* дадут интересный материал для установления закономерностей эндоспермогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

Верещагина В. А. (1976). Некоторые эмбриологические особенности гинодиэцичных видов *Echium* (*Boraginaceae*). Бот. ж., 61, 11. — Верещагина В. А. (1979). Изучение гинодиэции у *Echium amoenum* F. et M. III. Зародышевый мешок и эндосперм. Экология опыления. Межвуз. сб. научн. тр., Пермск. гос. унив. — Доброчаева Д. Н. (1981). Семейство бурачниковые (*Boraginaceae*). Жизнь растений, 5 (2). М.; Просвещение. — Кордюм Е. Л. (1978). Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, Наукова думка. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. М., ИЛ. — Паушева З. П. (1970). Практикум по цитологии растений. М., Колос. — Поддубная-Арнольди В. А. (1976). Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Яковлев М. С. (1981). Словарь терминов в кн.: Сравнительная эмбриология цветковых. Эндосперм. Л., Наука. — Davis G. L. (1966). Systematic embryology of the angiosperms. N. Y.—Sydney. — Khaleel T. F. (1974). Embryology of *Cynoglossum denticulatum* DC. Bot. Not., 127, 2. — Khaleel T. F. (1975). Embryology of *Cordia*. Bot. Gaz., 136. — Khaleel T. F. (1977). Embryology of *Trichodesma* (*Boraginaceae*). Bot. Not., 130, 4. — Khaleel T. F. (1978). Embryology of *Heliotropium scabrum* and *H. strigosum*. Plant. Syst. Evol., 129, 1—2. — Khanna P. (1964a). Embryology of *Mertensia*. J. Ind. Bot. Soc., 43, 2. — Khanna P. (1964b). Embryology of *Trichodesma amplexicaule* Both. Bul. Torrey Bot. Club, 91, 2. — Malecka J. (1975). The course of differentiation on the endosperm of *Echium vulgare*. Acta Biol. Cracov., ser. Bot., 18, 1. — Malecka J. (1977). The course of differentiation on the endosperm of *Lythospermum arvense*. Acta Biol. Cracov., ser. Bot., 20, 1—2. — Nagaraj M., Tasneem F. (1968). A note on the sporogenesis and gametogenesis in *Adelocaryum*. Curr. Sci., 37, 9. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin. — Swamy B. G. L., Ganapathy P. M. (1957). On endosperm in dicotyledons. Bot. Gaz., 119, 1. — Swamy B. G. L., Parameswaran H. (1963). The helobial endosperm. Biol. Rev., 38, 1. — Swamy B. G. L., Krishnamurthy K. V. (1973). The helobial endosperm: a decennial review. Phytomorphology, 32, 1—2. — Swamy B. G. L. (1974). A critique on the «intermediate» type of endosperm in angiosperms. Phytomorphology, 24, 1—2. — Tasneem F. (1967). Embryological studies in *Trichodesma zeylanicum* R. Br. Curr. Sci. (India), 36, 2. — Toks E. (1976). Endosperm and embryo development in *Cynoglossum officinale* L. Acta Biol. Cracov., ser. Bot., 19, 1. — Venkateswarlu L., Atchutaramamurti B. (1955). Embryological studies in *Boraginaceae*. I. *Coldenia procumbens*. J. Ind. Bot. Soc., 34, 3.

Пермский государственный университет.

Получено 3 II 1982.

УДК 582.34 (47)

М. Ф. Бойко

МОХОВОЙ ПОКРОВ ФИТОЦЕНОЗОВ ЗАПОВЕДНЫХ СТЕПЕЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

M. F. BOIKO. MOSS COVER OF THE PHYTOCOENOSES IN THE RESERVE STEPPES OF THE EUROPAEAN PART OF THE USSR

Моховой покров заповедных степей лесостепной и степной зон европейской части СССР в различных сохранившихся типах степей — северных луговых, настоящих (разнотравно-типчаково-ковыльных, типчаково-ковыльных) и пустынных полынно-злаковых — имеет свои особенности, которые четко проявляются при сравнительном анализе — наблюдается закономерная смена доминантов, качественно и количественно изменяются видовой состав мохообразных, доля их участия в растительном покрове и т. д.

В сложении растительного покрова степей европейской части СССР принимают участие около 50 видов мохообразных (Зеров, 1964; Утехин, 1965;

Бачурина и др., 1977; Бачурина, Бойко, 1978, 1979; Бойко, 1978а, 1979, 1980, 1981, и др.). Обладая слабой конкурентной способностью, мохообразные при поселении в степи (в заповедниках и их окрестностях) чаще всего занимают междерновинные промежутки и места с нарушенным почвенным покровом, где отсутствуют цветковые растения. Моховой покров при значительном развитии оказывает заметное влияние на структуру фитоценоза, выражающееся в уменьшении числа или почти полном вытеснении однолетников, снижением числа двулетников, в заметном снижении видовой насыщенности цветковыми растениями, количественном и качественном изменении структуры первичной биологической продукции (Бойко, Осичнюк, 1977).

В свою очередь моховой покров степных фитоценозов по основным показателям зависит от климатических, геоморфологических и почвенных условий, от истории формирования бриофлоры, типа степи, от характера растительного покрова (его структуры, видового состава, состава доминантов и др.), от различных режимов антропогенного воздействия на степь (Бойко, 1978б). Для того чтобы дать более детальную и углубленную характеристику участия мохообразных в сложении растительного покрова степных фитоценозов, мы провели сравнительный анализ мохового покрова заповедных степей лесостепной и степной зон европейской части СССР. В направлении с севера на юг сохранившиеся заповедные степи образуют ряд, начинающийся северной луговой Стрелецкой степью (Курская обл. РСФСР) и заканчивающийся пустынной полынно-злаковой степью урочища Потиевка Черноморского заповедника (Херсонская обл. УССР, см. таблицу). Значительное расстояние между заповедниками в меридиональном направлении (5°30′ между самым северным и самым южным), естественно, обусловливает различия в их климате, почвах, растительном покрове (Семенова-Тян-Шанская, 1966; «Физико-географическое районирование Украинской ССР», 1968). Среднегодовое количество осадков уменьшается с 510 мм в Стрелецкой степи до 307 мм в Потиевке, среднегодовая температура воздуха увеличивается соответственно с 4.8 до 9.7—9.8 °C, а продолжительность периода с температурой воздуха выше 0°, при которой мохообразные уже полностью вегетируют, увеличивается с 224 до 285 дней. Существенны различия в почвенном покрове заповедных степей: мощные и оподзоленные черноземы сменяются типичными и малогумусными, а затем каштановыми почвами и солонцами; в некоторых из них имеются песчаные почвы и обнажения гранитов, песчаников, известняков.

В основу настоящей статьи положены материалы исследований, проведенных нами в 1975—1979 гг. Собранные мхи хранятся в гербарии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР. Данные о мхах Стрелецкой степи взяты из литературных источников (Утехин, 1965; Семенова-Тян-Шанская, 1966, и др.). Анализировали мохообразные и образуемый ими моховой покров только собственно степных (луговые, болотные и т. п. участки анализу не подвергались) участков заповедников.

В лесостепной зоне расположены два степных заповедника: Стрелецкая степь и Михайловская целина.

В луговой Стрелецкой степи ассоциации плакорных участков полидоминантны, травостой густой, чаще всего в них преобладают *Festuca valesiaca* Gaudin,[1] *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub и разнотравье. На самых высоких местах водоразделов и на южных склонах распространены ассоциации с господством *Stipa pennata* L. Из двудольных преобладают *Salvia pratensis* L., *Vicia tenuifolia* Roth, *Fragaria viridis* Duch. и другие виды (Семенова-Тян-Шанская, 1966, и др.).

Моховой покров со значительным проективным покрытием (50% и больше), образованный мхом *Thuidium abietinum*, отмечен только на периодически скашиваемых полянах. При заповедном режиме в степи и на лесных полянах, которые не подвергались скашиванию, мхи встречаются лишь в местах, где нарушен покров из ветоши и подстилки. Хотя проективное покрытие мхов невелико, они — обязательные компоненты растительности (Утехин, 1965). В степи отмечены только шесть видов из 33 известных в заповеднике (см. таб-

---

[1] Латинские названия видов растений даны по С. К. Черепанову (1981).

Видовой состав мохообразных степных фитоценозов заповедников

Вид	Стрелецкая степь	Михайловская целина	Стрельцовская степь	Провальская степь	Каменные могилы	Хомутовская степь	Аскания-Нова	Черноморский заповедник	Потиевка
Riccia ciliifera Link [1]			+	+	+		+		
R. sorocarpa Bisch.							+		
R. lamellosa Raddi							+		
R. pseudopapillosa Levier f. *glabra* Zerov			+		+				+
R. ciliata Hoffm.			+		+		+		
Oxymitra paleacea Bisch.					+				
Reboulia hemisphaerica (L.) Raddi					+				
Cephaloziella divaricata (Sm.) Schiffn.				+	+		+	+	
Pleuridium acuminatum Lindb.			+		+				
Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Tortula ruralis (Hedw.) Gaertn. et al.		+	+	+	+	+	+	+	+
Pterygoneurum ovatum (Hedw.) Dix.			+	+		+	+		+
P. subsessile (Brid.) Jur.			+	+		+	+		
Pottia lanceolata (Hedw.) C. Müll.						+			+
P. truncata (Hedw.) B., S. et G.							+		
P. intermedia (Turn.) Fürnr.							+		
P. davalliana (Sm.) C. Jens.		+							
Phascum cuspidatum Hedw.	+	+	+	+		+	+		
Ph. cuspidatum var. *piliferum* (Hedw.) Hook. et Tayl.		+	+			+	+		+
Barbula unguiculata Hedw.						+	+		+
B. convoluta Hedw.		+							
Didymodon acutus (Brid.) K. Saito						+			
D. fallax Hedw.						+			
Weisia condensa (Voit) Lindb. (*W. tortilis* (Schwae gr.) C. Mull.)					+				
W. longifolia Mitt. (*Astomum crispum* (Hedw.) Hampe)	+		+		+	+	+		+
Grimmia laevigata (Brid.) Brid.					+				
G. ovalis (Hedw.) Lindb.					+				
Funaria hygrometrica Hedw.		+							+
Entostodon hungaricus (Boros) Loeske									+
Physcomitrium arenicola Lazar.							+		
Bryum pallens Sw.								+	
B. intermedium (Brid.) Bland.						+			
B. capillare Hedw.				+	+				
B. caespiticium Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
B. caespiticium var. *badium* Brid.								+	+
B. argenteum Hedw.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Thuidium abietinum (Schwae gr.) B., S. et G.	+	+	+						
Campylium chrysophyllum (Brid.) J. Lange						+			
Amblystegium serpens (Hedw.) B., S. et G.						+			
Homalothecium lutescens (Hedw.) Robins. (*Camptothecium lutescens* (Hedw.) B. S. G.			+			+			
Brachythecium albicans (Hedw.) B., S. et G.		+	+	+					+
B. glareosum (Spruce) B., S. et G.			+	+	+				
B. salebrosum (Web. et Mohr.) B., S. et G.			+			+			
B. campestre (C. Müll.) B., S. et G.		+	+			+	+		
B. velutinum (Hedw.) B., S. et G.							+		
B. starkei (Brid.) B., S. et G.						+			
Brachythecium sp.	+					+			
Eurhynchium praelongum (Hedw.) B., S. et G.						+			
E. hians (Hedw.) Sande Lac.									
Hypnum cupressiforme Hedw.			+	+	+	+			

---

[1] Латинские названия видов печеночников приведены по Д. К. Зерову (1964), видов мхов — по F. V. Corley et al. (1981).

лицу). Кроме *T. abietinum*, это *Ceratodon purpureus*, *Phascum cuspidatum*, *Bryum caespiticium*, *B. argenteum*, *Brachythecium* sp., встречающиеся преимущественно на нарушенных почвах склонов балок северных экспозиций. На склонах южной экспозиции отмечен лишь *Weisia longifolia*. Особенности мохового покрова из *Thuidium abietinum* и его динамику в Стрелецкой степи подробно описывает А. М. Семенова-Тян-Шанская (1966). По ее наблюдениям, этот мох очень чутко реагирует на условия как увлажнения, так, по-видимому, и освещения. На улучшение состояния мохового покрова заметное воздействие оказывает сенокос, вызывая вспышку в его развитии. В динамике *T. abietinum* отмечается определенная закономерность, связанная с погодными условиями и режимом использования степи.

Другой участок луговой степи сохранился в заповеднике Михайловская целина Сумской обл. Ю. Д. Клеопов и Е. М. Лавренко (1933) относят его к мезотическому варианту луговых степей. В растительном покрове преобладают дерновинные злаки *Stipa capillata* L., *Festuca valesiaca*, корневищные — *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Poa angustifolia* L. — и разнотравье — *Galium verum* L., *Filipendula vulgaris* Moench, *Trifolium montanum* L. и др. (Зоз, 1933; Саричева, 1970). В моховом покрове, как и в Стрелецкой степи, преобладает *Thuidium abietinum*, местами — *Brachythecium campestre*, особенно в ценозах, встречающихся в понижениях, где лучше развито разнотравье. Проективное покрытие мохового покрова составляет здесь 3—5%. Мхи растут даже под подстилкой; очевидно, отмершие части разнотравья не ложатся так плотно, как остатки злаков, быстрее минерализуются и пропускают достаточное для существования мхов количество света. В степи встречаются и другие, преимущественно аридные и космополитные (по Лазаренко, 1956) мхи — всего 12 видов. На выпасаемых участках заповедника проективное покрытие мохового покрова, образованного исключительно *T. abietinum*, резко возрастает и составляет в среднем 20—30, достигая местами 40—45%.

В подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей степной зоны сохранились четыре заповедных участка.

Стрельцовская степь расположена на плато, которое снижается к краям с западинами и балками. Климат умеренно континентальный, но влажнее и прохладнее, чем в более южных степях. Это позволило отнести Стрельцовскую степь к гигротическому варианту разнотравно-типчаково-ковыльных степей (Клеопов, Лавренко, 1933). В растительном покрове преобладают ценозы с доминированием *Stipa zalesskii* Wilensky, *S. lessingiana* Trin. et Rupr. с различным участием *Caragana frutex* (L.) C. Koch и разнотравья (Лавренко, Дохман, 1933; Саричева, 1959; Білик, 1973а). В моховом покрове этой степи в отличие как от более северных, так и от более южных заповедных степей преобладают три вида мхов: *Brachythecium campestre*, *Thuidium abietinum*, *Tortula ruralis*. Наибольшее участие в образовании мохового покрова принимает *Brachythecium campestre*, поселяющийся как в междерновинных промежутках, так и непосредственно между стеблями злаков и кустарничка *Caragana frutex*. Проективное покрытие его достигает 5—8%. Часто в междерновинных промежутках преобладает *Thuidium abietinum* (до 3—5%), а на более возвышенных местах — *Tortula ruralis* (var. *ruralis* и var. *arenicola*). Роль последнего ксерофитного вида особенно возрастает на скашиваемых участках, где проективное покрытие мха увеличивается до 10—15% при уменьшении проективного покрытия травостоя до 65—70. В наиболее сухих возвышенных местообитаниях или на скашиваемых участках в моховом покрове доминирует ксерофит *T. ruralis*, в несколько пониженных местах преобладает ксеромезофит *Thuidium abietinum* с постоянным его спутником *Brachythecium campestre*, который играет доминирующую роль во всех более влажных местах и преобладает на склонах северной экспозиции. На южных же склонах, где больше междерновинных промежутков, доминирует *Tortula ruralis* (до 10%). Всего в сложении мохового покрова степи принимают участие 19 видов, из которых три — печеночники рода *Riccia*. Это преимущественно аридные и бореальные виды.

Степные фитоценозы в Хомутовской степи расположены на водораздельных плато, вершинах длинных пологих склонов и на крутых склонах с близким к поверхности залеганием известняков. В составе ценозов, типичных для подзоны разнотравно-типчаково-ковыльных степей, господствуют *Stipa lessingiana*, *S. capillata*, *S. grafiana* Stev., *Festuca valesiaca* (Осычнюк, 1976). На степной равнине моховой покров с проективным покрытием 1—5% отмечен лишь в ассоциациях дерновинных злаков. Доминирует в нем *Tortula ruralis* (var. *ruralis* и var. *arenicola*), в примеси отмечены *Weisia longifolia*, *Phascum cuspidatum*, *Pterygoneurum ovatum*, *P. subsessile* и др. Ценотическая роль мхов резко возрастает на периодически скашиваемых участках (проективное покрытие до 50—60%), где сильно проявляется ксеризация условий существования (Осичнюк, 1973; Бойко, Осичнюк, 1977). Здесь резко увеличивается число видов аридных мхов.

В отличие от степной равнины на склонах, где близко к поверхности залегают известняки, моховой покров с доминированием *Homalothecium lutescens* развит намного лучше. Проективное покрытие его достигает 60—80%, он входит в состав ассоциаций как субдоминант (Бойко, 1978а). В местах, отделяющих плакорно-степную растительность от известняковых обнажений, расположены фрагменты кустарничковых степей из *Caragana frutex*. В моховом покрове, как и на степной равнине, доминирует *Tortula ruralis*, однако проективное покрытие этого вида возрастает здесь до 25%. Условия настоящей разнотравно-типчаково-ковыльной степи способствуют произрастанию аридных видов, которые встречаются во всех типах фитоценозов и составляют почти половину видового состава (10 из 21).

Провальская степь лежит в пределах Донецкого кряжа. Вследствие значительных высот (до 325 м над ур. м.) климат здесь более влажный, чем на прилегающих равнинах, но более сухой по сравнению с севернее расположенными заповедными степями. Почвы подстилаются твердыми бескарбонатными породами, что накладывает отпечаток на характер растительного покрова, в том числе и мохового. В связи с особенностями климата и растительного покрова Провальскую степь относят к наиболее гигрофитному варианту разнотравно-типчаково-ковыльных степей (Лавренко, 1940). На участках с хорошо развитой почвой растительный покров составляют ценозы с доминированием *Festuca valesiaca* с различным участием *Stipa ucrainica* P. Smirn., *S. capillata* и разнотравья — *Ranunculus illyricus* L., *Salvia nutans* L., *Erysimum diffusum* Ehrh. (Лавренко, 1940; Білик, 1973а). Моховой покров на почвах с хорошо развитым травостоем выражен слабо (до 1—5%), но в местах, где близко к поверхности подходят песчаники или они обнажены, почвы часто нарушены, смыты, недоразвиты. Вследствие этого здесь преобладают слабоконкурентные растения — мхи, главным образом пионерный мох *Ceratodon purpureus* с примесью *Riccia ciliifera*, *Phascum cuspidatum*, *Bryum argenteum*, *Hypnum cupressiforme* и других преимущественно аридных, космополитных и бореальных видов. Проективное покрытие мохового покрова достигает 40—45% при общем проективном покрытии растительности 60—65.

Особенностью заповедника Каменные могилы является наличие обнажений гранитных пород, влияние которых сильно сказывается на растительном покрове. Это дает основание относить степи заповедника к петрофитному варианту разнотравно-типчаково-ковыльных степей (Клеопов, Лавренко, 1933; Панова, 1976, и др.). На плакорах и пологих склонах разных экспозиций и между гранитными грядами в центральной части заповедника на обычных черноземах распространены участки настоящих степей с хорошо развитым (до 80—100%) травяным покровом из видов *Stipa*, *Elytrigia* и др. (Панова, 1976). Моховой покров из *Tortula ruralis* на выровненных абсолютно заповедных участках выражен очень слабо (не более 1%). На возвышенных элементах микрорельефа, особенно в местах, где близко к поверхности подходят граниты, проективное покрытие мохового покрова увеличивается до 20—30%, главным образом за счет пионерного мха *Ceratodon purpureus* со значительным участием *Tortula ruralis* (var. *ruralis* и var. *arenicola*). На пологих склонах, особенно северной экспозиции, состав и характер размещения мохового покрова (проективное покрытие 15—20%) несколько иные. Его образуют *Ceratodon purpureus* и *Hypnum cupressiforme* с примесью печеночников.

Значительно лучше моховой покров выражен в фитоценозах каменистых степей, распространенных на каменисто-щебнистых почвах. Травяной покров из *Festuca valesiaca*, *Ventenata dubia* (Leers) Coss., *Thymus dimorphus* Klok. et Shost. сильно изрежен (30—60%). В больших междерновинных промежутках образуется густой моховой покров (до 60—70%). Видовой состав мхов по сравнению с таковым настоящих степей увеличивается за счет эпилитов и более влаголюбивых видов. Роль аридных видов падает, появляются бореальные, неморальные и даже один арктоальпийский вид (см. таблицу). Сильно возрастает роль космополитных видов, особенно *Ceratodon purpureus*. Они всегда связаны со свободными от цветковых растений местами (междерновинные промежутки, нарушенная почва и т. п.), которые постоянно имеются в степных экосистемах, и прежде всего там, где есть обнажения горных пород.

В подзоне типчаково-ковыльных степей, занимающей на юге Украины Причерноморскую низменность и северную часть Крыма, расположены степные заповедники Аскания-Нова и ряд участков Черноморского заповедника.

Согласно Клеопову и Лавренко (1933), степи Аскания-Нова относятся к ксеротическому варианту типчаково-ковыльных степей. Растительный покров степи составляют ценозы с доминированием *Stipa ucrainica*, *S. capillata*, *S. lessingiana*, *Festuca valesiaca* и др. В междерновинных промежутках обычно поселяются менее конкурентоспособные споровые растения: водоросли, лишайники и особенно мхи. Образованный споровыми растениями покров имеет непостоянный характер, со временем он вытесняется цветковыми растениями. Из мхов преобладают *Tortula ruralis* с примесью *Weisia longifolia*, *Bryum caespiticium*, *Pterygoneurum ovatum*, *P. subsessile* и других видов (см. таблицу). Проективное покрытие мохового покрова не превышает 1—3, лишь в отдельных местах достигает 10%. На нарушенной почве (возле нор грызунов и других животных, на дорожках, следах оленей), а также на старых дорогах, канавах и т. п. мохообразные развиваются лучше, чем в междерновинных промежутках — растут густыми пятнами, почти всегда спороносят (особенно обильно *Pterygoneurum ovatum*). В составе мохового покрова здесь отмечен 19 видов мохообразных. Это довольно значительное число для степного участка, не имеющего обнажений горных пород. Преобладают типичные для зоны степей аридные виды из семейств *Ricciaceae*, *Pottiaceae* и *Trichostomaceae*. Бриофлора степи Аскания-Нова по своему характеру ксерофитна: почти 95% ее видового состава составляют ксерофиты и ксеромезофиты. Доминантом мохового покрова также является ксерофит *Tortula ruralis*. В отличие от других заповедных степей в Аскания-Нова этот вид не уступает своего доминирующего положения ни в одном ценозе. Много в степи печеночников (25% всего видового состава) — это одна из черт бриофлоры южных степей (см. таблицу).

В Черноморском заповеднике АН УССР на участках Соленоозерный, Ивано-Рыбальчанский и Волыжин лес сохранились небольшие территории песчаных степей. Хотя участки и расположены на стыке типчаково-ковыльных и полынно-злаковых степей, однако Лавренко (1956) относит их к эдафическому варианту разнотравно-типчаково-ковыльных степей, объясняя это тем, что на песках более благоприятна почвенная влажность. В степи преобладают многолетние дерновинные злаки *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv., *Agropyron lavrenkoanum* Prokud., *A. dasyanthum* Ledeb. и разнотравье (Білик, 1973б). Моховой покров (с проективным покрытием 30—40%) образуют *Tortula ruralis* (var. *ruralis* и var. *arenicola*) и их промежуточные экологические формы, отмечены также единичные дерновинки *Bryum pallens* и *B. argenteum*.

В небольших понижениях рельефа в травяном покрове, кроме указанных видов, появляются *Carex colchica* J. Gay, *Scabiosa ucrainica*, кусты *Salix rosmarinifolia* и многие другие виды. Моховой покров в них часто более плотный, чем на выровненных участках песчаной степи (до 40—45%). Кроме *Tortula ruralis*, здесь широко распространен *Ceratodon purpureus* (до 15%). В примеси встречаются *Bryum caespiticium* и *B. caespiticium* var. *badium*. Бриофлору песчаной степи составляют всего 6 видов, среди которых лишь один аридный — *Tortula ruralis*, половина видового состава (*Ceratodon purpureus*, *Bryum caespiticium*, *B. argenteum*) — космополитные виды; 2 вида — представители бореальной зоны. Произрастание на крайнем юге степной зоны северных видов объясняется проникновением их на юг по берегам рек, покрытых лесной растительностью (Лавренко, 1936; Зеров, 1946; Бойко, 1974). Бедность бриофлоры песчаной степи, а также ограниченное произрастание здесь типичных для степной зоны аридных видов обусловлены особенностями подвижного песчаного субстрата и сильным засолением почв вследствие непосредственной близости моря.

Заповедный участок пустынных степей сохранился в урочище Потиевка Черноморского заповедника, климат которого очень засушливый, почвы — солонцеватые каштановые и солонцы. В фитоценозах доминируют галофильные и ксерофитные виды *Salicornia europaea* L., *Halimione verrucifera* (Bieb.) Aell., виды *Puccinelia* и другие (Білик, Ткаченко, 1970; Білик, 1973б). На самых возвышенных (плакорных) участках (2—3 м над ур. м.) в ценозах с преобладанием *Festuca valesiaca* или *F. valesiaca* и *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv. на глубокостолбчатых солонцах и на засоленных каштановых почвах моховой покров с проективным покрытием 1—2% образуют *Brachythecium albicans* и *Tortula ruralis*. На вершинах небольших склонов к морю и заливам, кроме *Festuca valesiaca* и *Agropyron pectinatum*, значительное участие в растительном покрове принимает *Kochia prostrata* (L.) Schrad. Междерновинные промежутки здесь больше и моховой покров из *Brachythecium albicans* значительно гуще (до 10—15%). В примеси, особенно на нарушенной почве, встречаются *Riccia pseudopapillosa*, *Ceratodon purpureus*, *Pottia lanceolata* и другие виды. В ценозах с доминированием *Artemisia maritima* L., распространенных на пологих склонах, моховой покров с проективным покрытием 10—15% образует *Funaria hygrometrica* с примесью *Entostodon hungaricus*, *Bryum caespiticium*, *Ceratodon purpureus*, а в местах со значительной примесью к *Artemisia maritima Halimione verrucifera* в моховом покрове доминирует *Tortula ruralis* (проективное покрытие 10—15%). На солонцах с преобладанием *Halimione verrucifera* и *Puccinelia fominii* Bilyk мхов мало, отмечены лишь отдельные пятна *Phascum cuspidatum* var. *piliferum* и *Bryum argenteum*. Возле самого моря на литоральном валу встречаются большие пятна (до 40%) из мха *Funaria hygrometrica*.

Из приведенного анализа видового состава, образующего моховой покров, можно заключить следующее.

В меридиональном направлении с севера на юг в связи с уменьшением влажности климата, увеличением количества тепла и с изменением эдафических условий в моховом покрове степных фитоценозов заповедников происходит закономерная смена доминантов. Доминирующий в моховом покрове степных фитоценозов северной луговой степи (Стрелецкая степь) мох *Thuidium abietinum* несколько теряет свои позиции в луговой разнотравно-злаковой степи, расположенной южнее (Михайловская целина) и характеризующейся меньшим среднегодовым количеством осадков, более высокой среднегодовой температурой воздуха, большей продолжительностью периода с температурой воздуха выше 0° и отсутствием оподзоленных (например, в Стрелецкой степи) черноземов. В ряде фитоценозов, особенно в понижениях, где лучше развито разнотравье, *Thuidium abietinum* уступает доминирующую роль мху *Brachythecium campestre*. В зоне настоящих степей, а именно в подзоне разнотравно-типчаково-ковыльных степей (в заповеднике Стрельцовская степь) *Thuidium abietinum* окончательно сдает свои позиции и доминантом в большинстве степных ценозов становится *B. campestre*. Здесь же в Стрельцовской степи в ряде фитоценозов возвышенных мест, а также на более ксерофитных скашиваемых участках в качестве доминанта мохового покрова появляется ксерофитный мох *Tortula ruralis*, который в более южных степях является доминантом мохового покрова всех фитоценозов. Почвы в Стрельцовской степи — типичные черноземы, среднегодовое количество осадков хотя и ниже, чем в луговых степях, но значительно выше по сравнению с южными, а среднегодовая температура воздуха намного выше, чем в луговых. Эти особенности характеризуют Стрельцовскую степь как переходную ступень от луговых к настоящим степям, что подтверждается наличием здесь доминантов мохового покрова, характерных для фитоценозов как северных, так и южных степей. Постепенное замещение доминантов мохового покрова с севера на юг идет по схеме: *Thuidium abietinum* → *Brachythecium campestre* → *Tortula ruralis* var. *ruralis* и *T. ruralis* var. *arenicola*.

Доминирование мха *T. ruralis* наблюдается во всех более южных заповедных степях — от Стрельцовской степи до урочища Потиевка Черноморского заповедника, несмотря на то что почвенные и климатические условия сильно изменяются. Среднегодовое количество осадков падает более чем на одну треть — с 460 мм в Стрельцовской степи до 307 в урочище Потиевка, среднегодовая температура воздуха возрастает соответственно с 7.2 до 9.8 °С, продолжительность периода с температурами воздуха выше 0° возрастает с 239 до 285 дней — более 9 месяцев в году. Доминирующая роль *T. ruralis* угасает в тех местах, где проявляется действие эдафического фактора. На участках, где близко к поверхности подходят или обнажаются горные породы, *T. ruralis* уступает доминирующую роль другим видам. На кислых породах (песчаниках в Провальской степи и гранитах в Каменных могилах) в моховом покрове доминирует пионерный мох *Ceratodon purpureus*. Значительна роль его и на песчаных почвах в Черноморском заповеднике, однако он преобладает лишь в некоторых местах. Здесь на засоленных и подвижных песчаных, а также на засоленных каштановых почвах в урочище Потиевка доминирующая роль в моховом покрове переходит к *Tortula ruralis* var. *arenicola*, а местами — также и к *Brachythecium albicans* и *Funaria hygrometrica*. На степных склонах с обнажениями известняков в Хомутовской степи доминирующая роль от *T. ruralis* переходит к *Homalothecium lutescens*.

Общая численность видов мохового покрова степей невелика. Максимальное число видов в заповеднике Хомутовская степь — 22 (см. таблицу). Не последнюю роль в этом играет наличие на известняковых обнажениях степных склонов кальцефильных видов. Вообще наиболее многочисленны бриофлоры заповедных степей в зоне настоящих степей. Число видов заповедных луговых степей (Стрелецкая степь и Михайловская целина) мало, это обусловлено сравнительно высокой их влажностью и, следовательно, значительным количеством разнотравья в фитоценозах, с которым мхи не выдерживают конкуренции. Также бедны видами самые южные заповедные степи — песчаные в Черноморском заповеднике (Соленоозерный, Ивано-Рыбальчанский участки и Волыжин лес) и полынно-злаковые в урочище Потиевка. В песчаных степях бедность бриофлоры обусловлена особенностями подвижного субстрата и сильным засолением почв (мхи, как известно, не выдерживают засоления), в полынно-злаковых — засолением, хотя на плакорных участках в урочище Потиевка обитают типичные степные виды мхов, компенсирующие отсутствие многих других.

В степях с обнажениями горных пород — Провальской и в Каменных могилах—число видов меньше, чем в тех, где обнажения отсутствуют, — соответственно 13 и 18, и прежде всего меньше собственно степных видов. На наш взгляд, эти виды избегают кислых почв данных заповедников.

Моховой покров заповедных степей слагают в основном ксерофитные и ксеромезофитные виды, что вполне соответствует расположению заповедников в засушливых зонах. Естественно, больше ксерофитных видов в более южных заповедниках. Наибольшая сумма ксерофитных и ксеромезофитных видов в Провальской степи, Аскании-Нова, в урочище Потиевка и в Каменных могилах. Это объясняется тем, что в Аскании-Нова и в Потиевке наиболее засушливый климат, а в Провальской степи и Каменных могилах имеются обнажения твердых бескарбонатных пород, способствующих ксеризации местообитаний мхов, на что уже указывалось выше. Мезофитные и мезогигрофитные виды (7), имеющиеся в шести из девяти заповедников, связаны с местными микроклиматическими условиями — они встречаются под густым пологом из трав или других мхов, на склонах северной экспозиции, возле затененных сторон камней, в канавах и других понижениях рельефа, где более влажно по сравнению со степной равниной.

В заповедниках, распространенных в степной зоне, в сложении мохового покрова степных фитоценозов принимают участие некоторые печеночники (см. таблицу). Это преимущественно виды рода *Riccia*. Отсутствуют они лишь в Хомутовской степи, что связано с карбонатностью почв заповедника. Известно (Apinis, Diogucs, 1933), что виды *Riccia* произрастают на почве с pH < 7. Наибольшее число видов печеночников (6) отмечено в Каменных могилах, где есть обнажения кислых пород — гранитов, а также на нарушенных почвах — возле нор грызунов, на дорожках и т. п. Это эфемерные виды, характеризующиеся периодической вегетацией. Для защиты от сильного солнечного освещения и от высыхания у них имеются приспособления в виде бесцветных ресничек, чешуек, крыльев на слоевищах и др. Эти приспособления, а также особенности цитоплазмы печеночников (Зеров, 1955, и др.) дают им возможность успешно существовать в неблагоприятных условиях аридных пространств.

Ведущее положение в составе мохового покрова большинства заповедных степей, естественно, занимают виды аридного элемента. В Аскании-Нова, в урочище Потиевка, в Хомутовской степи они составляют более 50%, в Стрельцовской степи — более 40, в Каменных могилах — 39, в Провальской степи — 38%. В остальных заповедных степях аридные виды теряют свое ведущее положение. В Михайловской степи их столько же, сколько и космополитных видов, — по 37%, а в Стрелецкой степи и в песчаных степях Черноморского заповедника космополитные виды преобладают. Значительное число космополитных видов — характерная черта степных бриофлор. Они очень устойчивы в неблагоприятных условиях степи, где не могут произрастать многие другие виды. В заповедных луговых степях, в песчаных степях Черноморского заповедника, а также в Провальской степи с обнажениями песчаников значительное участие в сложении мохового покрова принимают виды бореального элемента. В луговые степи, находящиеся в лесостепной зоне, они заходят из соседней бореальной зоны, а в остальные проникли различными путями в разные периоды формирования их бриофлор.

ЛИТЕРАТУРА

Бачурина Г. Ф., Бойко М. Ф. (1978). Мохоподібні Чорноморського заповідника АН УРСР. Укр. бот. ж., 35, 2. — Бачурина Г. Ф., Бойко М. Ф. (1979). Мохоподібні «Провальського степу». Укр. бот. ж., 36, 6. — Бачурина Г. Ф., Бойко М. Ф., Партика Л. Я. (1977). Мохоподібні заповідника «Асканія-Нова». Укр. бот. ж., 34, 3. — Білик Г. І. (1973а). Різнотравно-типчаково-ковилові степи. В кн.: Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення, піски. Київ, Наукова думка. — Білик Г. І. (1973б). Пустельні степи. В кн.: Рослинність УРСР. Степи кам'янисті відслонення, піски. Київ, Наукова думка. — Білик Г. І., Ткаченко В. С. (1970). Рослинність урочища Потіївка Чорноморського державного заповідника. Укр. бот. ж., 27, 4. — Бойко М. Ф. (1974). Найпівденніше на Україні болото із сфагновими мохами. Укр. бот. ж., 31, 4. — Бойко М. Ф. (1978а). Моховий покрив фітоценозів Хомутовського степу. Укр. бот. ж., 35, 4. — Бойко М. Ф. (1978б). Мохообразные — компоненты степных биогеоценозов юга Украины. В кн.: Тез. докл. II респ. совещ. «Биогеоценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование». Киев, Наукова думка. — Бойко М. Ф. (1979). Участь мохоподібних у формуванні фітоценозів заповідника «Кам'яні могили». Укр. бот. ж., 36, 5. — Бойко М. Ф. (1980). Моховий покрив фітоценозів пустельного степу Чорноморського заповідника АН УРСР. Укр. бот. ж., 37. 2, — Бойко М. Ф. (1981). Мохоподібні заповідникі в «Стрільцівський степ» і «Михайлівська цілина». Укр. бот. ж., 38, 4. — Бойко М. Ф., Осичнюк В. В. (1977). *Camptothecium lutescens* (Hedw.) B. S. G. у фітоценозах заповідного Хомутовського степу. Укр. бот. ж., 34, 4. — Зеров Д. К. (1946). Стратиграфія сфагнових боліт степової частини УРСР. Бот. ж. АН УРСР, 3, 3—4. — Зеров Д. К. (1955). Про поширення ксеротермофільних печіночників на території Української РСР. Бот. ж. АН УРСР, 12, 3. — Зеров Д. К. (1964). Флора печіночних і сфагнових мохів України. Київ, Наукова думка.— Зоз І. (1933). Рослинність Михайлівської цілини на Сумщині. Ж. біобот. циклу ВУАН, 5—6. — Клеопов Ю. Д., Лавренко Е. М. (1933). Сучасний стан класифікації українських степів. Ж. біобот. циклу ВУАН, 5—6. — Лавренко Е. М. (1936). О генезисе сфагновых болот в пределах степной зоны в бассейнах рр. Буга, Днепра и Дона. Сов. бот., 3. — Лавренко Е. М. (1940). Степи СССР. В кн.: Растительность СССР, 2. М.; Л. Изд. АН СССР. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: Растительный покров СССР, 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Лавренко Е. М., Дохман Г. И. (1933). Рослинність Старобільських степів. Ж. біобот. циклу ВУАН, 5—6. — Лазаренко А. С. (1956). Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу. Укр. бот. ж., 13, 1. — Осичнюк В. В. (1973). Рослинність відслонень кристалічних порід. В кн.: Рослинність УРСР. Степи, кам'янисті відслонення піски. Київ, Наукова думка. — Осычнюк В. В. (1976) Хомутовская степь. В кн.: Почвенно-биогеоценологические исследования в Приазовье, 2. М., Наука. — Панова Л. С. (1976). Каменные могилы. В кн.: Почвенно-биогеоценологические исследования в Приазовье, 2. М., Наука. — Саричева З. А. (1959). Про стаціонарне вивчення степової рослинності в заповіднику Стрільцівський степ. Укр. бот. ж., 16, 4. — Саричева З. А. (1970). Флора заповідника Михайлівська цілина Сумської області. Укр. бот. ж., 27, 2. — Семенова-Тян-Шанская А. М. (1966). Динамика степной растительности. М.; Л., Наука. — Утехин В. Д. (1965). Материалы по флоре мхов Центрально-Черноземного заповедника. Тр. Центр.-Черн. зап., 9. — Физико-географическое районирование Украинской ССР. (1968). Киев, Изд. Киев. гос. унив. — Черепанов С. К. (1981). Сосудистые растения СССР. Л., Наука. — Apinis A., Diogucs A. M. (1933). Data on the ecology of Bryophytes. Acta Horti Bot. Univ. Latv., 8, 1—3. — Corley F. V., Crundwell A. C., Dull R., Hill M. O., Smith A. J. E. (1981). Mosses of Europe and the Azores; an annotated list of species, with synonyms from the recent literature. J. Bryol., 11. 4.

Херсонский государственный педагогический институт
им. Н. К. Крупской.

Получено 8 XII 1981.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.662

В. П. Бочанцев

НОВЫЙ ВИД РОДА *HALOTHAMNUS* (*CHENOPODIACEAE*) ИЗ АФГАНИСТАНА

V. P. BOTSCHANTZEV. NEW SPECIES OF THE GENUS *HALOTHAMNUS* (*CHENOPODIACEAE*) FROM AFGHANISTAN

Halothamnus samanganicus Botsch. sp. nov. — Suffrutex ca 45 cm altus, ramis juvenilibus, foliis floribusque viridibus glabris. Folia caulina patentia, semiteretia, linearia, sensim acutata, ad 82 mm longa, 1.5 mm lata. Folia floralia florum inferiorum semiteretia, linearia, sensim acutata, 10—18 mm longa, 1.2 mm lata, bracteolis et perianthio longiora; florum vero superiorum squamiformia, ovata, acutata, lateribus paleacea, 2—2.5 mm longa, 2.5 mm lata, bracteolis aequilonga, sed perianthio breviora. Bracteolae florum inferiorum semiteretes, lineares, sensim acutatae, basi dilatatae et hic lateribus paleaceae, 5.5—7 mm longae, 1 mm latae, perianthio longiores; florum vero superiorum squamiformes, reniformes, acutatae, lateribus paleaceae, ad 2.5 mm longae, 3 mm latae, perianthio brevieres. Perianthii 4—4.5 mm longi, 12—16 mm lati (unacum alis) phylla ovata, fructificatione medio alata, area insertionis valliculo orbiculari-pentagono cincta. Filamenta basi 0.9 mm lata, ad 0.3 mm inter se remota. Antherae 3.2 mm longae. Discus hypogynus lobis parvis semirotundis praeditus. Stigmata apice truncata, denticulata.

Typus: Afghanistan. Prov. Samangan: 2 km O. des Kotale Mirza Atbili, Lösshänge an der Autostrasse, 1380 m, 68°18′E. — 36°11′N., 9 VI 1978, n° 31636, fl., D. Podlech (M).

Paratypus: Afghanistan. Prov. Samangan: 2 km 0. des Kotale Mirza Atbili, salzhaltige Lösshänge nahe der Strasse, 1380 m, 68°18′E. — 36°11′N., 30 VIII 1978, n° 32466, fr., D. Podlech (M).

Affinitas. A *H. ferganensi* Botsch. ramis juvenilibus foliis floribusque viridibus, foliis caulinis longioribus, filamentis basi quam spatia inter ea ca triplo latioribus necnon antheris majoribus differt.

Distributio. Afghanistania.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 1 X 1982.

УДК 005 : 582.26 : 591.471.1

В. А. Николаев

О РОДЕ *SYMBOLOPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*)

V. A. NIKOLAEV. ON THE GENUS *SYMBOLOPHORA* (*BACILLARIOPHYTA*)

В результате исследования современных и вымерших видов рода *Coscinodiscus*, имеющих центральную группу двугубых выростов, установлена их принадлежность к роду *Symbolophora*. Этот род вместе с родами *Gossleriella*, *Ethmodiscus* и *Trigonium* образует новое семейство диатомовых водорослей — *Symbolophoraceae*.

Род *Symbolophora* Ehr. был описан в 1844 г. (Ehrenberg, 1844) и включал первоначально 5 видов. В дальнейшем C. Ehrenberg (1845, 1854, 1855) описал еще 6 видов. Род стал включать, таким образом, 11 видов, современных и вымерших. Среди них 4 вида (*S. microtrias* Ehr., *S. tetras* Ehr., *S. pentas* Ehr. и *S. hexas* Ehr.) были найдены в Антарктике (Hooker, 1847). В 1858 г. был описан вид *Coscinodiscus stellaris* Roper (1858), а затем A. Grunow (1884) все виды рода *Symbolophora* перенес в род *Coscinodiscus* Ehr. и объединил в один вид *C. symbolophorus*. *C. stellaris* и *C. symbolophorus* являются близкородственными видами, отличающимися друг от друга строением центральной звезды и выпуклостью створки (Grunow, 1884; Rattray, 1890). Эти различия, однако, были поставлены под сомнение: так, E. Jörgensen (1905) считал *C. symbolophorus* разновидностью *C. stellaris*. В этом же году G. Karsten (1905) описал *C. furcatus* Karsten — антарктический планктонный вид, который является близкородственным *C. stellaris*, а возможно, и конспецифичным (Hasle, 1972).

В 1928 г. *C. stellaris* был переведен в род *Coscinosira* Gran под тем же видовым названием (Heiden, Kolbe, 1928), однако обоснования для этого авторы не обсуждают. В 1962 г. А. П. Жузе (Жузе и др., 1962) восстановила самостоятельность *C. symbolophorus* по результатам исследования этого вида в донных осадках Южного океана и рассматривала его как древний элемент во флоре Антарктики.

Панцири *C. stellaris* и *C. symbolophorus* известны из меловых и более молодых отложений, где они часто являются руководящими в комплексах («Диатомовые водоросли СССР», 1974; Стрельникова, 1974). Эти виды известны и в современных морях, преимущественно в Южном океане (Hustedt, 1957; Жузе и др., 1962).

Для настоящего исследования были отобраны современные виды *C. stellaris*, *C. symbolophorus* и *C. furcatus* из бентосных и планктонных проб, собранных 8-й, 11-й, 13-й, 18-й и 25-й Советскими антарктическими экспедициями в прибрежных районах морей Дэвиса, Космонавтов, Беллинсгаузена и Уэдделла Южного океана. Для сравнения были исследованы *C. symbolophorus* (кампан, восточный склон Урала), *C. steinyi* Hanna и *C. morenoensis* Hanna (маастрихт, Калифорния) из коллекции Н. И. Стрельниковой. Морфология створок этих видов была изучена при помощи сканирующего электронного микроскопа (JSM-35) в соответствии с технологией, разработанной ранее (Николаев, 1982).

Исследование показало, что виды обладают морфологическими признаками, достаточными для того, чтобы исключить их из рода *Coscinodiscus* и восстановить самостоятельность рода *Symbolophora*.

Род *Symbolophora*

Клетки одиночные или образуют короткие колонии. Панцирь дисковидный или линзовидный. Створки от слабо- до сильновыпуклых. Ареолы локулярного типа, с велумом типа крибрум на наружной поверхности створки и фораменом на внутренней. Ареолы образуют радиальные ряды, сгруппированные в пучки. В центре створки небольшое гиалиновое поле с одним двугубым выростом или их группой.

Виды морские, современные и вымершие.

Тип рода *Symbolophora microtrias* Ehr

1. *S. microtrias* Ehrenberg, 1844, Einig. Ber. Ak. Wiss. : 74; 1854, Mikrogeol., pl. XXXV, a, 21, f. 16.

Syn.: *Symbolophora*? *tetras*[1] Ehr., *S.*? *pentas* Ehr., *S.? hexas* Ehr. (Hooker, 1847); *Coscinodiscus symbolophorus* Grunow (Van Heurck, 1909; Peragallo, 1921; Козлова, 1962, 1964; Жузе и др., 1962, 1969; «Атлас. . .», 1977); *C. stellaris* var. *symbolophora* (Grun.) Jörgensen (Hustedt, 1957); *C. stellaris* var. *fasciculatus* Castracane (Castracane, 1886; Van Heurck, 1909; Frenguelli, 1960); *C. rothii* var. *stellaris* Frenguelli (Frenguelli, Orlando, 1958); *Coscinosira stellaris* var. *symbolophora* (Grun.) Heiden (Heiden, Kolbe, 1928).

Панцирь дисковидный. Створки 34—120 мкм в диам., равномерно выпуклые. Локулярные ареолы с крибрумом 0.6—0.7 мкм в диам., 8 пор в 1 мкм и фораменом 0.3 мкм в диам. образуют радиальные ряды, 8—14 в 10 мкм, собранные в пучки. Ряды ареол в пучках параллельны среднему (рис. 1, *1—7* — см. вклейку). В центре створки звездообразное гиалиновое поле и группа из 4—8 двугубых выростов, которые имеют удлиненную щель на наружной поверхности створки (рис. 1, *6*) и короткую трубку, изогнутую к центру створки, со сплющенным и расширенным концом на внутренней поверхности. Щель расположена на вершине выроста и ориентирована радиально (рис. 1, *2*, *4*, *5*). Загиб створки гиалиновый, 2—3 мкм шир. (рис. 1, *3*).

В световом микроскопе на створке видна звездообразная фигура, образующаяся за счет интерференции света на границе схождения пучков ареол (рис. 1, *1*).

Арктический неритический вид. Встречается повсеместно в плантоне к югу от границы антарктической дивергенции. Известен в палеоценовых (?), эоценовых и более молодых отложениях.

Найден в прибрежном планктоне и сублиторали морей Дэвиса и Космонавтов. Ранее был отмечен повсеместно в планктоне и донных осадках Южного океана, но в небольшом количестве.

2. **S. furcata (Karsten) Nikolaev comb. nov.**

Basionymum: *Coscinodiscus furcatus* Karsten, 1905, Phytoplank. Antarkt.: 82, t. 4, f. 7; Hustedt, 1957; Manguin, 1960; Козлова, 1962, 1964; Жузе и др., 1962, 1969; Hasle, 1972; Буйницкий и др., 1973; Fryxell, Sayed, 1976; «Атлас. . .», 1977.

Syn.: *C. stellaris* var. *antarctica* Frenguelli (Frenguelli, Orlando, 1958); *C. belgica* var. *oculata* M. Peragallo (Peragallo, 1921; Frenguelli, Orlando, 1958); *C. coronula* Frenguelli (Frenguelli, Orlando, 1958); *Coscinosira stellaris* (Roper) Heiden (Heiden, Kolbe, 1928).

Панцирь линзовидный. Створки 35—65 мкм в диам., сильно выпуклые, почти полусферические. Локулярные ареолы образуют дихотомически разветвленные радиальные ряды, 10—15 в 10 мкм, собранные в пучки. В центре створки звездообразное гиалиновое поле с группой из 3—8 двугубых выростов, которые имеют удлиненную щель на наружной поверхности створки и короткую трубку, изогнутую к центру створки, со сплющенным и расширенным концом на внутренней поверхности. Загиб створки гиалиновый (рис. 1, *8*, *9*).

Антарктический, неритическо-ледовый вид. Широко встречается в прибрежном планктоне Южного океана.

Найден в прибрежном планктоне и толще припайного льда морей Дэвиса и Космонавтов, в сублиторали Южных Шетлендских о-вов. Ранее был отмечен в планктоне Южного океана повсеместно.

3. **S. stellaris (Roper) Nikolaev comb. nov.**

Basionymum: *Coscinodiscus stellaris* Roper, 1858, Quart. J. Micr. Sci., VI, 19, pl. 3, f. 3.; Karsten, 1905; Mangin, 1915, 1922; Peragallo, 1921, 1924; Hendey, 1937; Hustedt, 1957; Frenguelli, Orlando, 1958; Frenguelli, 1960; Fryxell, Hasle, 1973.

Панцирь дисковидный. Створки 60—130 мкм в диам., слабовыпуклые. Локулярные ареолы с крибрумом 0.5 мкм в диам., 10 пор в 1 мкм и фораменом

---

[1] В синонимику включены названия, известные только для Южного океана.

0.2 мкм в диам. образуют радиальные ряды, 15—20 в 10 мкм, собранные в пучки и вторичные изогнутые тангентальные ряды. В центре створки звездообразное гиалиновое поле и группа из 3—7 двугубых выростов, которые имеют удлиненную щель на наружной поверхности створки и короткую изогнутую к центру створки трубку со сплющенным и расширенным концом на внутренней поверхности. Загиб створки с узким гиалиновым краем (рис. 2, *1—3* — см. вклейку). Створковые ободки широкие, с вертикальными рядами ареол, 27 в 10 мкм.

Морской планктонный, вероятно, неритический вид. Встречается в морях полярных, умеренных и тропических широт.

Найден в сублиторали и толще припайного льда моря Дэвиса. Ранее был отмечен повсеместно в планктоне и донных осадках Южного океана.

4. **S. ehrenbergii Nikolaev nom. nov.**

Basionymum; *Coscinodiscus symbolophorus* Grun.

Панцирь дисковидный. Створки 17—135 мкм в диам., равномерно выпуклые. Локулярные ареолы с велумом 0.7—0.8 мкм в диам. и фораменом 0.5 мкм в диам. образуют радиальные ряды, 9—11 в 10 мкм, собранные в пучки. В центре створки округлое гиалиновое поле, на краю которого находится один двугубый вырост, имеющий удлиненную щель на наружной поверхности створки и сплющенную в виде треугольника трубку с широким основанием на внутренней поверхности. Щель расположена на стороне, обращенной к центру створки. На загибе створки концентрический ряд мелких ареол, 13 в 10 мкм, и узкая гиалиновая зона (рис. 2, *4—7*).

Морской вымерший вид. Известен в меловых, палеоценовых (?) и эоценовых (?) отложениях.

5. **S. steinyi (Hanna) Nikolaev comb. nov.**

Basionymum: *Coscinodiscus steinyi* Hanna, 1927, Cretac. Diat.: 19, pl. 2, f. 5, 6.

Створки 90 мкм в диам., равномерно выпуклые. Локулярные ареолы с велумом 0.6—0.7 мкм в диам. и фораменом 0.4 мкм в диам. образуют радиальные ряды, 11—14 в 10 мкм, собранные в пучки, и вторичные изогнутые ряды. В центре створки небольшое округлое гиалиновое поле, на краю которого находится один двугубый вырост, имеющий удлиненную щель на наружной поверхности створки и трубку со сплюснутым или головчатым концом на внутренней поверхности. Щель расположена по краю, обращенному к центру створки. Загиб створки гиалиновый (рис. 2, *8*, *9*).

Морской вымерший вид. Известен в меловых отложениях формации Морено, Калифорния.

6. **S. morenoensis (Hanna) Nikolaev comb. nov.**

Basionymum: *Coscinodiscus morenoensis* Hanna, 1927, Cretac. Diat.: 18, pl. 2, f. 3, 4.

Створки 80—120 мкм в диам., плоские с тангентальной волнистостью в центре. Локулярные ареолы с велумом 1.5—2 мкм в диам. и фораменом 1 мкм в диам. образуют радиальные ряды, 4—5 в 10 мкм, собранные в пучки. В центре створки на вогнутой поверхности находится округлое гиалиновое поле, на краю которого на выпуклой поверхности расположен один двугубый вырост, имеющий короткую трубку на наружной поверхности створки и щель до 10 мкм длиной, проходящую перпендикулярно тангентальной волнистости центра створки на внутренней поверхности (рис. 2, *10—12*). Загиб створки с одним рядом мелких ареол, 12 в 10 мкм.

Морской, вымерший вид. Известен в меловых отложениях формации Морено, Калифорния.

Исследование описанных выше видов рода *Symbolophora* показало отсутствие у них краевых двугубых выростов — признака, характерного для рода *Coscinodiscus*. Как считает R. Simonsen (1979), род *Coscinodiscus* объединяет три морфологические группы, которые, вероятно, в дальнейшем могут оказаться отдельными родами. У представителей этих групп имеется краевое кольцо двугубых выростов, у представителей группы A (Simonsen, 1979), кроме того, есть еще один центральный двугубый вырост; эта группа A рассматривается как более примитивная, чем две другие группы, причем *C. symbolophorus* и

C. centroaculatus Strelnikova из верхнемеловых отложений считаются предшественниками группы А и не включаются ни в одну из групп (Simonsen, 1979).

Род *Symbolophora* объединяет две морфологические группы. Первую группу образуют вымершие виды с одним двугубым выростом в центре — это *S. ehrenbergii*, *S. steinyii* и *S. morenoensis*. Вторую группу составляют виды с 3—8 двугубыми выростами в центре створки — это современные виды *S. microtrias*, *S. stellaris* и *S. furcata*. Они известны также и в отложениях, но более молодого возраста, чем мел.

По числу ареол на поверхности створки виды рода *Symbolophora* также можно разделить на две группы. Это, с одной стороны, виды с грубой структурой — *S. morenoensis* и с тонкой — *S. stellaris*, с другой — виды, число ареол у которых относительно одинаково: *S. microtrias*, *S. ehrenbergii*, *S. steinyi* и *S. furcata*. Возможно, что некоторые из этих видов являются конспецифичными. Однако мы сохраняем их самостоятельность, так как между ними имеются различия в строении пучков ареол, краевой зоны, геологическом возрасте и географическом распространении. Для выяснения объема рода *Symbolophora* необходимы дополнительные исследования. Скорее всего, число видов этого рода увеличится за счет включения в него вымерших видов рода *Coscinodiscus* с двугубыми выростами в центре створки. Видимо, *C. centroaculeatus* (Стрельникова, 1971, 1974) и некоторые другие меловые виды рода *Coscinodiscus* будут перенесены в род *Symbolophora*.

Род *Symbolophora*, вероятно, более древний, чем род *Coscinodiscus*. Подтверждением этому могут служить не только морфология створок, но и заметное развитие видов рода *Symbolophora* в меловых флорах. В то же время виды рода *Coscinodiscus* в современном его объеме появляются, вероятно, в палеоцене. Исследованные нами из позднего мела *C. lineatus* Ehr., *C. wittianus* Pant. и *C. dissonus* Schülz не принадлежат роду *Coscinodiscus*.

Филогенетическая связь между родом *Symbolophora* и группой А рода *Coscinodiscus*, установленная ранее предположительно (Simonsen, 1979), очевидна. Разделение этих родов, вероятно, произошло ранее мела, однако отсутствие палеонтологических данных не позволяет подтвердить это предположение.

Систематическое положение рода *Symbolophora* в классификационной системе *Bacillariophyta* (Simonsen, 1979) неясное. Род не может быть включен в сем. *Coscinodiscaceae* Kütz., так как представители этого семейства имеют краевые двугубые выросты. В сем. *Coscinodiscaceae* предположительно включен род *Gossleriella* Schütt (Simonsen, 1979), у представителей которого имеется один двугубый вырост в центре и отсутствуют краевые выросты, а ареолы, вероятно, локулярного типа и имеют тенденцию к образованию пучков (Simonsen, 1974). Эти признаки сближают род *Gossleriella* с родом *Symbolophora*.

В сем. *Biddulphiaceae* Kütz. (Simonsen, 1979) у видов двух родов *Trigonium* Cleve и *Ethmodiscus* Castr. также имеется центральная группа двугубых выростов. З. И. Глезер (1981) выделила род *Trigonium* в самостоятельное сем. *Trigoniaceae* Gles., однако обоснование для выделения семейства и его описание она не приводит. Simonsen (1979) считал присутствие ложных глазков и форму створки признаками сем. *Biddulphiaceae*. Нами у представителей рода *Trigonium* найдена центральная группа двугубых выростов и локулярный тип ареолы, что позволяет считать этот род также близким к роду *Symbolophora*. Род *Ethmodiscus* предположительно был помещен в сем. *Biddulphiaceae* (Simonsen, 1979), хотя ранее он находился в сем. *Coscinodiscaceae* (Simonsen, 1974). Вероятно, род *Ethmodiscus* представляет собою сборную группу. Часть видов рода — *E. gazellae* (Janish) Hustedt, *E. rex* (Walich) Hendey и другие виды — имеют центральную группу двугубых выростов и радиальное расположение ареол с тенденцией к образованию пучков. В то же время часть видов не имеет двугубых выростов, а ареолы расположены иначе, что сближает их с родом *Stictodiscus* Grev. (Simonsen, 1979). По-видимому, первая группа видов рода *Ethmodiscus* родственна роду *Symbolophora*.

Роды *Symbolophora*, *Gossleriella*, *Ethmodiscus* и *Trigonium*, таким образом, составляют естественную группу, которая не может быть включена в сем. *Coscinodiscaceae*, так как не имеет краевых двугубых выростов, а от представителей сем. *Biddulphiaceae* ее отличает строение ареол, их расположение и морфология створок, хотя в этом семействе и имеются представители с центральным расположением двугубых выростов (Simonsen, 1979). Объединение родов *Symbolophora*, *Gosslerietla*, *Ethmodiscus* и *Trigonium* в одно новое сем. *Symbolophoraceae* позволит нам на данном этапе решить вопрос о положении рода *Symbolophora* и близких к нему родов в системе диатомовых водорослей. Это новое семейство несомненно относится к подпорядку *Coscinodiscineae*.

Семейство Symbolophoraceae Nikolaev fam. nov.

(subordo *Coscinodiscineae*)

Cellulae solitariae vel in colonias conjunctae. Frustula discoidea, cylindrica vel prismatica. Valvae rotundae, ovales, tri- vel polygonae. Areolae loculatae, velo ad faciem valvae exteriorem, foramine ad faciem interiorem sito, radialiter seriatae, fasciculatae, rarius non fasciculatae. In centro valvae area hyalina haud magna, rimoportula una vel his nonnullis praedita. Limbus hyalinus vel structuralis. In valvis polygonis ad poles adsupseudocelli adsunt.

Typus: genus *Symbolophora* Ehr.

Symbolophoraceae a *Coscinodiscaceis* rimoportulis marginalibus nullis, a *Biddulphiaceis* vero areolis et morphologia valvarum differunt.

Клетки одиночные или соединены в колонии. Панцирь дисковидный, цилиндрический или призматический. Створки круглые, овальные, трех- или многоугольные. Ареолы локулярного типа с велумом на наружной поверхности створки и фораменом на внутренней. Ареолы образуют радиальные ряды, сгруппированные в пучки, реже пучки отсутствуют. В центре створки небольшое гиалиновое поле с одним или группой двугубых выростов. Загиб створки гиалиновый или структурный. У полигональных створок на полюсах имеются ложные глазки.

Тип: род *Symbolophora* Ehr.

Сем. *Symbolophoraceae* отличается от сем. *Coscinodiscaceae* отсутствием краевых двугубых выростов, а от сем. *Biddulphiaceae* — типом ареол и морфологией створок.

Автор благодарит Н. И. Стрельникову за предоставленные для исследования коллекции позднемеловых диатомей, И. В. Макарову за ценные замечания при подготовке настоящей статьи к печати и Н. В. Ченцову за помощь в работе на сканирующем электронном микроскопе.

ЛИТЕРАТУРА

Атлас микроорганизмов в донных осадках океанов. (1977). М., Наука. — Буйницкий В. Х., Козыренко Т. Ф., Шамонтьев В. А. (1973). Микроскопические водоросли в припайных льдах моря Дэвиса. Проблемы Арктики и Антарктики, 45. — Глезер З. И. (1981). К разработке новой классификации диатомовых водорослей. Тез. докл. II Всес. совещ. Киев. — Диатомовые водоросли СССР. (1974). 1. М.; Л., Наука. — Жузе А. П., Королева Г. С., Нагаева Г. А. (1962). Диатомовые водоросли в поверхностном слое осадков индийского сектора Антарктики. Тр. Инст. океанол. АН СССР, 59, 19. — Жузе А. П., Мухина В. В., Козлова О. Г. (1969). Диатомеи и силикофлагелляты в поверхностном слое осадков Тихого океана. В кн.: Микрофлора и микрофауна в современных осадках Тихого океана. М., Наука. — Козлова О. Г. (1962). Видовой состав диатомовых водорослей в водах индийского сектора Антарктики. Тр. ИОАН, 59, 3. — Козлова О. Г. (1964). Диатомовые водоросли индийского и тихоокеанского секторов Антарктики. М., Наука. — Николаев В. А. (1982). К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для светового и сканирующего электронного микроскопов. Бот. ж., 67, 12. — Стрельникова Н. И. (1971). Новые виды диатомовых водорослей из позднемеловых отложений приполярного Урала. Нов. сист. низш. раст. М.; Л., Наука. — Стрельникова Н. И. (1974). Диатомеи позднего мела. М., Наука. — Castracane F. A. (1886). Report on the *Diatomaceae* collected by H. M. S. «Challenger» during the years 1873—1876. «Challenger» Rep. Bot., 2. — Ehrenberg C. G. (1844). Einige vorläufige Resultate seiner Untersuchungen der ihm von der Südpolreise des Capitain Ross, so wie von den Herren Schayer und Darwin zugekommenen Materialien uber das Verhalten des kleinsten Lebens in den Oceanen und den größten bisher zuganglichen Tiefen des Weltmees vor. Ber. Berl. Akad. — Ehrenberg C. G. (1845). Neue Untersuchungen über das kleinste Leben als geologisches Moment. Ber. Berl. Akad. — Ehrenberg C. G. (1854). Mikrogeologie. Leipzig. — Ehrenberg C. G. (1855). Über ein europäisches marine Polygastern—Lager und über verlarvte Polythalamien in den marines Polygastern Tripeln von Virginien und

Simbirsk. Ber. Berl. Akad. — Frenguelli J. (1960). Diatomeas y silicoflagelados recongidas en Tierra Adélia duranta las expediciones Polares Francesas de Paul-Emile Victor (1950—1952). Rev. Algol., n. s., 5, 1. — Frenguelli J., Orlando H. (1958). Diatomeas y silicoflagelados del sector Antarctico Sudamericano. Inst. Antarct. Argentino, 5. — Fryxell G., Hasle G. (1973). *Coscinodiscaceae*: some consisted patterns in Diatom morphology. Nova Hedw., Beih. 45. — Fryxell G., Sayed El-Sayed (1976). Diatoms in phytoplankton sampl from the 1907—1909 British antarctic expedition. Antarct. J. United State, 11, 1. — Grunow A. (1884). Die Diatomeen von Franz-Josefs Land. Denkschr. Kais. Akad. Wiss., Wien math.-naturwiss., 48, 2. — Hasle G. (1972). Two types of valva processes in centric Diatom. Nova Hedw., Beih. 39. — Heiden H., Kolbe R. W. (1928). Die marinen Diatomeen der Deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. Deutsche Südpolar-Exped. 1901—1903, 8, Bot., 5. — Hendey I. (1937). The plankton diatoms of the Southern seas. Discov. Rep., 16. — Hooker J. D. (1847). *Diatomaceae*. The botany antarctic voyage discovery ships «Erebus». — Hustedt F. (1957). Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. Deutsch. Antarkt. Exp. 1938—1939, 2. — Jörgensen E. (1905). The plotist plankton of northern Norwegian fjords and the diatoms in bottom samples from Lofoten and Westerhalen. Hydrog. Biol. Invest. Norweg. Fjords. Bergens Mus. Schrift, 7. — Karsten G. (1905). Das phytoplankton des Antarktischen meers dem material des Deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Wiss. Ergeb. Deut. Tief. — Exp., 19. — Mangin L. (1915). Phytoplancton de l'Antarctique. Deux Exp. Antarct. Franc. — Mangin L. (1922). Phytoplancton Antarctique. Exp. Antarct. «Scotia». — Manguin E. (1960). Les diatomées de la Terre Adélie campagne du «Commandant Charcot» 1949—1950. Ann. Sci Natur., 12, 1, 2. — Peragallo M. (1921). Diatomées d'eau douce et diatomées d'eau salée. Deux Exp. Antarct. Franc., Bot. — Peragallo M. (1924). Les diatomées marines de la première expedition antarctique Francaise. Exp. Antarct. Franc., Diatom. — Rattray J. (1890). A revision of the genus *Coscinodiscus* Ehr. and of some allied genera. Proc. Roy. Soc. Edinburgh, 16. — Roper F. C. S. (1858). Notes on some species and varieties of British marine *Diatomaceae*. Quart J. Micr. Sci., 6. — Simonsen R. (1974). The diatom plankton of the Indian ocean Expedition of R/V «Meteor» 1964—1965. «Meteor» Forsch. Ergebniss, 19. — Simonsen R. (1979). Diatom system: ideas on phylogeny. Bacillaria, 2. — Van Heurck H. (1909). Resultates voyage du S. Y. «Belgica» en 1897—1898—1899. Rap. Sci. Bot., Diatomées.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 III 1983.

УДК 005 : 576.16 : 577.472 (28)(517.3)

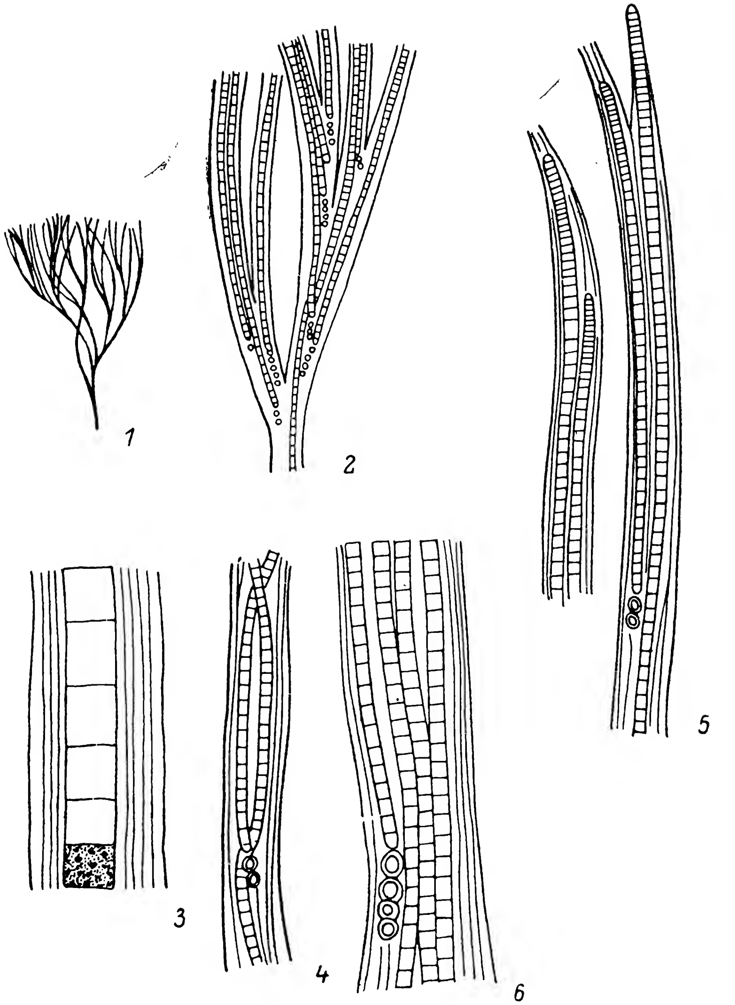
Г. Ф. Загоренко, В. А. Прозоров

НОВЫЙ ВИД РОДА *TOLYPOTHRIX (SCYTONEMATACEAE, CYANOPHYTA)* ИЗ ОЗЕРА ХУБСУГУЛ (МНР)

G. F. ZAGORENKO, V. A. PROZOROV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *TOLYPOTHRIX* (*SCYTONEMATACEAE, CYANOPHYTA*) FROM THE KHUBSUGUL LAKE IN MONGOLIA

При исследованиях бентосной альгофлоры высокогорного глубоководного оз. Хубсугул, расположенного на севере Монгольской Народной Республики, нами был обнаружен оригинальный представитель синезеленых водорослей из рода *Tolypothrix* Kütz., который не может быть идентифицирован ни с одним из известных видов этого рода. Ниже мы приводим его описание.

Tolypothrix mongolica Zagorenko et Prozorov sp. nov. — Caespituli fruticuloso-floccosi, intense brunnei, ad 5—8 mm altitudine. Fila ad basin et parte media 22—44 μm lat., saepius 36.6 μm, sensim angustata ad fines ad 11—20 μm. Ramificatio copiosa, solitaria, rarissime dupla. Rami axis principalis directionem continuant et axi principali fere parallele positi sunt, sub angulo parvo propius ad finem rami deflectentes. Vaginae latae, brunneae, stratositate parallela laeta, marginibus planis, leviter angustata ad cacumen, interdum invanescenses, trichomatis areas extremas liberis relinquentes seu trichomatis longius continuantes semper in finibus apertae. Trichomata cyano-viridia seu olivacea, ad basin



Tolypothrix mongolica.

1 — общий вид (часть кустика), *2* — ветвление, *3* — средний участок нити, *4* — участок нити с двумя трихомами, *5* — окончания нитей, *6* — участок нити с четырьмя трихомами.

fili 4—5 μm lat., in parte media 5.6—6.6 μm, ad finem ad 8—9 μm dilatata, apud septa transversalia non constricta, ad 4—6 in una vagina, saepius ad 2—3. Cellulae vegetativae in basi et medio fili elongatae, apud finem — abbreviatae. Cellula apicalis fere sphaeroidea, vacuola ampla impleta. Heterocystae plerumque ad 2—4, haud raro ad 6—8 prope, rotundae 10.2 μm in diametro, rotundato-quadratae 7—8 μm lat., ovales 7 μm lat. et 13 μm longitudine, biconcavae seu applanatae, si plures prope.

Typus: Mongolia, districtus Chubsugulensis, lacus Chubsugul, in litorali petrosa, VIII 1977, G. F. Zagorenko, V. A. Prozorov. In Inst. Biologiae (urbs Irkutsk) conservatur.

Дерновинки кустисто-хлопьевидные, ярко-коричневые до 5—8 мм выс. Нити у основания и в средней части 22—44 мкм шир., чаще 36.6 мкм, постепенно сужающиеся к концам до 11—20 мкм. Ветвление обильное, одиночное, лишь в очень редких случаях двойное. Ветви продолжают направление основной нити и идут почти параллельно последней, отклоняясь под небольшим углом ближе к концу ветви. Влагалища широкие, коричневые, с ясной параллельной слоистостью, с ровными краями, постепенно суживающиеся к вершине, иногда сходят на нет, оставляя свободными конечные участки трихома или продолжающиеся дальше трихома, всегда открытые на концах. Трихомы сине-зеленые или оливковые, у основания нити 4—5 мкм шир., в средней части 5.6—6.6 мкм, расширяющиеся к концу до 8—9 мкм, у поперечных перегородок не перешнурованные, до 4—6 в одном влагалище, чаще по 2—3. Вегетативные клетки в основании и середине нити удлиненные, у окончания — укороченные. Конечная клетка почти шаровидная, заполненная крупной вакуолью. Гетероцисты обычно по 2—4, нередко по 6—8 рядом, круглые 10.2 мкм в диам., округло-квадратные 7—8 мкм шир., овальные 7 мкм шир. и 13 мкм дл., двояковогнутые или уплощенные, если помногу, то рядом (см. рисунок).

Тип: Монголия, Хубсугульский аймак, оз. Хубсугул, каменистая литораль, август 1977 г., Г. Ф. Загоренко, В. А. Прозоров. Хранится в Научно-исследовательском институте биологии при Иркутском государственном университете им. А. А. Жданова.

По ширине нитей (см. таблицу) данный вид является одним из немногих крупных видов рода и по этому признаку приближается к *T. elenkinii* f. *saccoideo-fruticulosa* Hollerb., *T. saviczii* Kossinsk. (Голлербах и др., 1953) и *T. hollerbachii* Muzaf. (Музафаров, 1952; Starmach, 1966). Кроме размеров, с *T. elenkinii* f. *saccoideo-fruticulosa* и *T. hollerbachii* наш вид сходен еще и по числу трихомов — до четырех, заключенных в одном влагалище, но отличается от них кустиковидной формой дерновинок, суживающимися на концах нитей влагалищами и расположением гетероцист по 2—4, нередко по 6—8 рядом. От *T. elenkinii* f. *saccoideo-fruticulosa*, кроме того, отличается отсутствием собственных влагалищ внутри одного общего. С *T. saviczii* наш вид, кроме размеров нитей, сходен зауживающимися на концах влагалищами и кустиковидной формой дерновинок, но отличается более длинными нитями, ровными неизрезанными краями влагалищ, наличием нескольких трихомов в одном влагалище, количеством гетероцист — до 6—8, расположенных рядом, а также неувеличенной конечной клеткой.

Основные морфологические признаки *Tolypothrix mongolica* и сравниваемых с ним видов

Признак	*T. mongolica*	*T. savitczii*	*T. hollerbachii*
Дерновинки	Кустисто-хлопьевидные, до 5—8 мм выс.	Кустиковидные, до 2.5 мм в поперечнике	Округлые, до 1 см толщиной
Ширина нитей, мкм			
в средней части	22—44, чаще 33.6	16—36 (46)	15—20
у окончания	11—22, чаще 16	—	28—30 (48)
Влагалища	Коричневые, к концам суживающиеся, всегда открытые	Золотисто-желтые, с изрезанными краями, к концам суживающиеся, закрытые	Желтые, иногда складчатые, к концам расширяющиеся, закрытые
Ширина трихомов, мкм			
у основания	4—5	—	—
в средней части	5—8, чаще 6	5.7—7	6—7
у окончания	8—9	До 11.5	8—10 (12)
Число трихомов в одном влагалище	До 4—6	По одному	До 2—3
Длина клеток, мкм			
в средней части	8—10.2 (13.6)	7—13.8	7—8 (12)
у окончания	3.4—6.8	3.4—7	3.5—5 (6)
Гетероцисты	По 2—4, нередко по 6—8 рядом, реже одиночные	Одиночные	Одиночные

Таким образом, наиболее характерными признаками исследуемого вида, отличающими его от близких вышеуказанных видов, являются широкие и ровные, зауженные на концах и всегда открытые влагалища, а также характер ветвления, при котором длинные ветви прилегают к основной нити, отходя от нее под небольшим углом ближе к концу ветви.

Вид распространен по всему озеру на каменистой литорали с глубинами от 0.2 до 10 м. Зона наиболее массового его развития ограничивается глубинами от 1 до 3 м.

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. (1953). Определитель пресноводных водорослей СССР, вып. 2. Синезеленые водоросли. М., Советская наука. — Музафаров А. М. (1952). Новые виды водорослей из горных водоемов Средней Азии. В кн.: Ботанические материалы Отдела споровых растений БИН АН СССР, VIII. М.; Л. — Starmach K. (1966). *Cyanophyta* Flora Słodkowodna Polski, 2. Warszawa—Krakow.

Иркутский государственный университет.

Получено 27 VII 1981.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 581.526.45 (571.6)

Г. Г. Павлова, Т. В. Мальцева

К МЕТОДИКЕ ОЦЕНКИ ОБИЛИЯ ВИДОВ В ЛУГОВОМ СООБЩЕСТВЕ ПРИ МАРШРУТНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

G. G. PAVLOVA, T. V. MAL'TSEVA. A CONTRIBUTION TO THE METHOD OF EVALUATION OF SPECIES ABUNDANCE IN MEADOW COMMUNITY DURING TRIP STUDIES

На основе данных маршрутных исследований суходольных лугов Средней и Западной Сибири сделана попытка выразить глазомерную оценку обилия видов по шкале Друде через количественное участие их в травостое по весу надземной массы. Установлена достоверная корреляция между показателями весового участия видов и градациями шкалы Друде. Для использования методики при маршрутном изучении луговой растительности предлагается шкала соответствия.

При маршрутных исследованиях растительности, которые широко проводятся в различных районах Сибири, геоботаники собирают обширный материал по характеристике фитоценозов. Этот материал представляет ценность как для теоретических обобщений и сравнительного анализа растительности больших естественно-исторических районов, так и для разработки практических выводов по ее использованию. Однако необходимым условием при этом, кроме массовости материала, должны быть его сравнимость и единообразие (Раменский, 1952). Для природных фитоценозов характерны изменчивость количественных показателей строения (Шенников, 1964, и др.), а следовательно, и определенный размах варьирования характеристик. Это еще более подчеркивает необходимость стандартизации методики изучения структуры сообществ.

На материалах исследований суходольных лугов в районах Средней (Красноярский край) и Западной Сибири (Приобье) нами сделана попытка увязать обилие видов, оцененное по глазомерной шкале Друде (Drude, 1890), с весовыми показателями их участия в общей массе травостоя. Накопленный опыт по определению фитоценотической значимости вида в луговых фитоценозах представляет особый интерес в связи с тем, что до сих пор нет универсального метода объективного определения количественной роли видов в травянистых, и в частности луговых, ценозах, который был бы удобен при маршрутных исследованиях. Известно, что советские ботаники при таких исследованиях широко применяют шкалу Друде. Как метод глазомерный он иногда подвергается критике за безмасштабность приемов оценки участия видов в ценозе и как следствие — субъективность толкования содержания каждой градации (Раменский, 1938; Ипатов, 1962б; Работнов, 1977). Но многие исследователи считают, что метод Друде вполне пригоден при маршрутных исследованиях для определения основных черт сложения фитоценозов и относительного участия видов (Лавренко, 1947; Понятовская, Сырокомская, 1960; Шенников, 1964; Макаревич, 1970; Лобанова, 1971, и др.). Его применение требует определенного навыка для получения сравнимых материалов. Соглашаясь с вышеприведенной оценкой метода Друде, мы считаем, что он необходим при исследованиях сообществ на большой территории. Используя метод Друде, мы исходим из определения В. Н. Сукачева (1931), понимающего балл этой шкалы как суммарное впечатление, которое складывается при оценке участия вида в покрове по числу стеблей, массе и площади или степени проективного покрытия. Применение метода без какой-либо количественной оценки участия видов в ценозе приводит в некоторых случаях к разнобою оценок разными исследователями одних и тех же видов. Однако чаще всего это наблюдается или при отсутствии опыта, или при описании многовидовых и многоярусных травяных сообществ, в которых трудно определить глазомерно проективное покрытие или численность отдельных видов. Разногласий в оценках при использовании шкалы Друде можно избежать, «установив достаточно точные характеристики каждого балла, четко обрисовав их содержание» (Уранов, 1935 : 19). Существует, как известно, ряд признаков количественного участия видов в ценозе: проективное покрытие, численность побегов и особей на единицу площади, вес надземной и подземной массы, ее объем и др. На суходольных лугах, как показали наши исследования, наиболее пригодно определение соотношения видов и их роли в фитоценозе по весу надземной массы.

Во многих работах (Работнов, 1958, 1962б, 1974; Понятовская, Сырокомская, 1960, и др.) подчеркивается важность определения весового участия видов в луговых сообществах. Масса надземных органов имеет индикаторное значение (Работнов, 1958), отражая участие видов в основном процессе — продуцировании органического вещества. Она более полно отражает фитоценотическое значение вида в сообществе, чем проективное покрытие, площадь основания, численность и другие показатели, и необходима прежде всего для выделения доминантов (Лавренко, 1947; Фрей, 1966; Голубев, 1970; Работнов, 1972, 1974, и др.). Определение весового участия видов необходимо и для кормовой оценки сенокосных и пастбищных лугов. Этот метод довольно трудоемок и при маршрутных исследованиях не всегда приемлем. Иногда приходится ограничиваться только отметкой обилия видов по шкале Друде. Для повышения объективности метода Друде оценки обилия по этой шкале увязываются с такими количественными показателями участия видов в травостое, как расстояние между особями (Уранов, 1935), степень покрытия (Ярошенко, 1961; Ипатов, 1962а; Ипатов и др., 1966, и др.), вес надземной массы. Для луговых сообществ наибольший интерес представляет увязка показателей шкалы Друде с весовым участием видов. А. П. Шенников (1938) и другие исследователи отмечали, что соотношение видов по весу, так же как и набор видов, — признаки более постоянные, чем, например, густота травостоя, обилие побегов, и может быть достаточно надежной основой оценки фитоценотической роли видов, устойчивой для данного сообщества в течение определенного периода.

Местообитания послелесных суходольных лугов, распространенных в подтаежных и лесостепных районах Сибири, характеризуются сравнительной стабильностью условий в связи со значительным влиянием окружающего леса. Это определяет и относительную устойчивость доминантов (Матвеева, 1967; Павлова, 1973), что позволяет считать метод оценки роли видов в этих сообществах по весу надземной массы одним из основных при маршрутном изучении лугов. Несмотря на трудоемкость, он наиболее удобен по сравнению с другими количественными методами и вполне объективен. К тому же имеются данные о корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений (Ипатов, 1962а).

Многолетние исследования показывают, что для большей части суходольных послелесных луговых фитоценозов характерны сложность структуры и полидоминантность состава. Так, общее число доминантов в составе основных луговых формаций подтайги правобережья Енисея (Павлова, 1973) варьирует от 31 до 43 при общей численности видов в формациях от 230 до 292. Таким образом, около 15% всего состава выступает как доминанты различных рангов в тех или иных ассоциациях. В каждом фитоценозе, как правило, доминируют 2—5 видов (отметка cop.$_{1-3}$), до 10—15 видов обычных (sp.) и более половины редких (sol.). Полидоминантность состава синантропных лугов обусловливает относительно невысокое весовое участие эдификаторов и других доминантов, хотя в сумме в ценозе они дают значительную массу. В сообществах указанных луговых формаций эдификаторы формируют от 18 до 40% массы. Полидоминантность и видовое богатство весьма усложняют выделение доминантов, поэтому определение весового соотношения всех видов, а тем более проективного покрытия или численности становятся очень трудоемким делом. Несмотря на это, при изучении структуры лугов мы проводили повидовой разбор укосов и собирали большой материал по весовому соотношению видов в луговых фитоценозах при одновременном использовании и шкалы Друде. Соотношение видов по весу определяли разбором проб, взятых методом мелких площадок (пучков) по Де-Фрису (Vries, 1937; Работнов, 1962а; Макаревич, 1966).

Многолетний опыт одновременного применения указанных двух методов позволяет сделать некоторые обобщения. Просматривается закономерная связь — соответствие между градациями обилия видов по Друде и их весовым относительным участием (в процентах). Вполне определенно выделились 4 группы градаций обилия видов, каждая характеризуется средними весовыми показателями для видов, входящих в нее, и определенным размахом варьирования. Так, в группу 1 входят виды с отметкой по Друде cop.$_{2-3}$, составляющие каждый, как правило, не менее 10% от общей надземной массы травостоя, это преобладающие или господствующие (эдификаторы); в группе 2 — согосподствующие (остальные доминанты), т. е. виды, играющие меньшую, но все же значительную роль в травостое, они имеют отметку cop.$_1$ и весовое участие — 4.5—10%; группа 3 — обычные виды (sp.), принимающие заметное участие в травостое, так называемые наполнители (по Ипатову, 1962б) с весовым участием 1.5—4.5%; группа 4 — редкие виды (sol.), дающие массу менее 1.5%. Эти четыре группы сходны по содержанию с группами в шкале господства В. С. Ипатова (1962б). Унифицированные по предлагаемой шкале описания фитоценозов, сделанные разными исследователями, вполне пригодны для обобщений, сравнительного анализа и классификации. Варьирование показателей весового участия в пределах каждой градации шкалы Друде зависит от многих причин, и в первую очередь от морфологических особенностей растений. Крупные и мелкие растения, особенно при неравномерном их распределении по площади, характеризуются более высокими или низкими весовыми показателями в пределах одной и той же ступени шкалы Друде. Однако эта разница в показателях редко выходит за пределы указанного варьирования, и у большей части растений (злаков, осок, среднетравья) относительный вес близок к среднему общему показателю веса в пределах одной градации шкалы Друде.

Для уточнения и проверки достоверности вышеприведенной шкалы соответствия была проведена простейшая вариационно-статистическая обработка выборок из геоботанических описаний фитоценозов суходольных лугов. В основном были взяты материалы описаний двух геоботаников, работавших в разных районах: Г. Г. Павловой (юг Средней Сибири, подтайга) и Т. В. Мальцевой (Приобье, лесостепь). Дополнительно были привлечены данные и других исследователей из лаборатории геоботаники ЦСБС СО АН СССР, а также студентов. Всего было проанализировано 10 837 значений относительного весового участия видов, в том числе по злакам — 2290, осокам — 243, бобовым — 1656, крупнотравью — 1495, среднетравью — 3133 и низкотравью — 2020. Разделение на указанные группы было сделано для выявления особенностей варьирования показателей относительного весового участия в зависимости от морфобиологических особенностей растений. Группа разнотравья как наиболее разнородная по морфологии видов подразделена еще на 3 подгруппы: крупнотравье, среднетравье и низкотравье. Данные весового участия выписывались соответственно по четырем градациям шкалы Друде: cop.$_{2-3}$ (756 вариантов), cop.$_1$ (867), sp. (3184) и sol. (6030). Были использованы описания сообществ суходольных лесных, настоящих и остепненных лугов с доминированием *Calamagrostis arundinacea*, *C. epigeios*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Poa angustifolia*, *Phleum pratense*, *P. phleoides*, а также полидоминантных лугов злакового и разнотравного состава. Из приведенных материалов (см. таблицу) видно, что каждая группа видов характеризуется определенной средней арифметической относительного весового участия видов по градациям шкалы Друде. В этих средних, а также в степени варьирования отражаются особенности видов, составляющих ту или иную группу. В целом коэффициенты вариации невелики по трем ступеням шкалы Друде. Несколько выше они в группе редких видов (с отметкой sol.), но так как среднее весовое участие редких видов в ценозах вообще невелико (1%), то это не может иметь существенного значения. Из данных по группам выведены общие средние арифметические весового участия видов по градациям шкалы Друде, которые и послужили основой предлагаемой итоговой шкалы соответствия: видам с отметками обилия по Друде cop.$_{2-3}$ соответствует относительное весовое участие в среднем около 20%, с отметкой cop.$_1$ — около 7, с отметкой sp. — 3 и с отметкой sol. — 1% от общей массы травостоя.

Показатели соответствия весового участия видов (%)
и обилия их по шкале Друде

Группа видов	cop.$_{2-3}$				cop.$_1$			
	n	*m*	σ	*cv*	*n*	*m*	σ	*cv*
Злаки	454	23.7	5.0	21.1	301	6.0	1.73	28.8
Осоки	35	20.5	6.0	29.2	32	8.3	1.73	20.8
Бобовые	96	19.0	4.4	23.1	119	8.2	1.41	17.1
Разнотравье:								
крупнотравье	38	21.1	5.0	23.7	113	8.9	2.0	22.5
среднетравье	60	16.7	2.11	12.5	152	7.6	1.33	17.5
низкотравье	73	15.5	3.5	22.6	150	7.4	1.26	17.0
Средние величины показателей	—	21.4	5.56	26.0	—	7.4	1.48	20.0

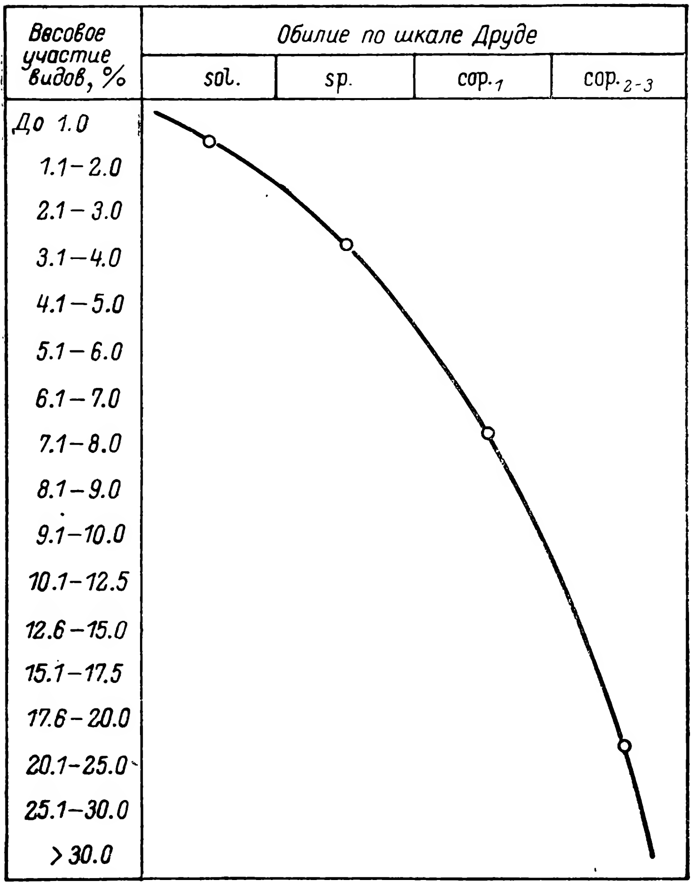
Продолжение

Группа видов	sp.				sol.			
	n	*m*	σ	*cv*	*n*	*m*	σ	*cv*
Злаки	690	3.2	0.60	18.8	845	1.2	0.20	16.6
Осоки	108	3.7	0.93	21.6	68	1.1	0.39	35.4
Бобовые	464	3.1	0.69	19.0	977	1.0	1.21	20.7
Разнотравье:								
крупнотравье	453	4.2	0.63	15.0	891	1.5	0.35	23.3
среднетравье	911	3.0	0.32	10.3	2010	0.9	0.11	12.1
низкотравье	558	2.8	0.36	13.0	1239	0.6	0.13	22.3
Средние величины показателей	—	3.2	0.7	22.0	—	1.0	0.39	39.0

Примечание. *n* — число вариантов, *m* — среднее арифметическое относительного весового участия, σ — квадратичное отклонение, *cv* — коэффициент вариации (в процентах).

Ниже представлена сопряженность между показателями весового участия видов и глазомерной оценкой обилия видов по шкале Друде (см. рисунок). Был высчитан коэффициент взаимной сопряженности K по формуле $K=\sqrt{\varphi^2/\sqrt{k}}$ (Плохинский, 1960; Лакин, 1973) и определена его достоверность. Установлена линейная положительная корреляция между группами варьирующих показателей весового участие видов и градациями шкалы Друде; величина коэффициента (0.73) при уровне вероятности 0.99 показывает сильную степень корреляции, и вычисленный коэффициент является достоверным. Таким образом, подтверждена правильность установленного опытным путем соответствия градаций шкалы Друде вполне определенным цифровым характеристикам, выражающимся в средних данных относительного участия вида по весу. Следует еще подчеркнуть, что статистическая обработка материалов вначале была проведена раздельно авторами данной статьи. Выявлено большое сходство в показателях по степени варьирования и особенно по средним данным. Это снимает до некоторой степени возражения о субъективности и разнобое оценок по шкале Друде у различных исследователей и оправдывает ее использование.

Полученная шкала соответствия может использоваться при камеральной обработке массовых геоботанических описаний, она позволяет проводить корректировку, приводя в соответствие показатели обилия видов по шкале Друде с данными их весового участия. Такая унификация информации об одной из



Сопряженность между показателями весового участия видов и оценкой обилия по шкале Друде.

важнейших черт структуры — соотношению компонентов в фитоценозе — даст возможность с большей объективностью привлекать массовый материал, собранный разными исследователями, для сравнительных анализов и обобщений, а также проводить математическую обработку данных. С другой стороны, при полевом изучении суходольных лугов в различных районах Сибири при определенном навыке возможно хотя бы частично заменять весьма трудоемкое определение соотношения по весу всех видов более быстрым определением обилия по шкале Друде, ступени которой объективированы весовыми категориями. Определение общей массы и массы основных доминантов (2—5 видов) остается необходимым; остальная масса разбирается на ботанические группы. Последнее важно для хозяйственной оценки травостоя. Весовые соотношения составляющих эти группы видов могут быть определены при камеральной обработке, исходя из обилия по Друде. Этот метод также дает возможность проводить оценку запасов лекарственных и других полезных растений, определив их общую продуктивность в сообществе и оценив обилие составляющих его видов по шкале Друде на определенной площади.

В заключение подчеркнем, что показатели соответствия глазомерного обилия по Друде и веса растений получены на материалах изучения суходольных лугов Сибири, для которых шкала и предлагается. Возможно, наши данные будут полезны при изучении суходольных лугов не только Сибири, но и других природных районов и сообществ иных местообитаний. Интересно было бы проверить выявленные закономерности на фитоценозах других типов растительности. Необходима разработка и вопроса о корреляции между проективным покрытием растений и весом их надземной массы в различных растительных ценозах.

ЛИТЕРАТУРА

Голубев В. Н. (1970). Об элементарной структурной единице растительных сообществ. В кн.: Мозаичность растительных сообществ и ее динамика. Владимир. — Ипатов В. С. (1962а). О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений. Бот. ж., 47, 7. — Ипатов В. С. (1962б). Сравнение методов определения роли вида в структуре травяного покрова дубового леса. Бот. ж., 47, 3. — Ипатов В. С., Кирикова Л. А., Линдеман Т. Н. (1966). Об оценке степени участия видов в структуре растительного покрова. Бот. ж., 51, 8. — Лавренко Е. М. (1947). Об изучении эдификаторов растительного покрова. Сов. бот., 1. — Лакин Г. Ф. (1973). Биометрия. Изд. 2-е, М.; Л., Высшая школа. — Лобанова В. Ф. (1971). Сравнение некоторых методов учета обилия и встречаемости видов растений в луговых сообществах. Бот. ж., 56, 5. — Макаревич В. Н. (1966). Голландские методы учета обилия видов по Де-Фрису в сравнении с другими методами определения участия видов в луговых травостоях. Бот. ж., 51, 2. — Макаревич В. Н. (1970). Методы и их обсуждение. В кн.: Луговой фитоценоз и его динамика. (Геоботаника), 18. Л., Наука. — Матвеева Е. П. (1967). Луга советской Прибалтики. (Сравнительный анализ). Л., Наука. — Павлова Г. Г. (1973). Суходольные луга подтайги правобережья Енисея. Автореф. канд. дис. Новосибирск. — Плохинский Н. А. (1960). Дисперсионный анализ. В кн.: Биометрия. Новосибирск, Изд. СО АН СССР. — Поняговская В. М., Сырокомская И. В. (1960). Опыт сравнительной оценки участия вида в строении лугового сообщества. Тр. БИН АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), 12. — Работнов Т. А. (1958). К методике составления экологических шкал. Бот. ж., 43, 4. — Работнов Т. А. (1962а). Методы и некоторые результаты изучения лугов в Голландии. Бюл. МОИП, отд. биол., 67, 2. — Работнов Т. А. (1962б). Некоторые вопросы изучения эдификаторов в луговых ценозах. Пробл. бот., 6. Изд. АН СССР. — Работнов Т. А. (1972). Изучение флюктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов. В кн.: Полевая геоботаника, 4. Л., Наука. — Работнов Т. А. (1974). Луговедение. М., Изд. МГУ. — Работнов Т. А. (1977). О шкале Друде. Бот. ж., 62, 9. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. — Раменский Л. Г. (1952). К методике изучения растительности и населяемой ею среды. Бот. ж., 37, 2. — Сукачев В. Н. (1931). Краткое руководство к исследованию типов лесов. Изд. 3-е. М.; Л., Госиздат с.-х. и колх.-кооп. лит. — Уранов А. А. (1935). О методе Друде. Бюл. МОИП, отд. биол., 44, 1. — Фрей Т. Э.-А. (1966). Некоторые аспекты фитоценотической значимости вида в растительном сообществе. Бот. ж., 51, 8. — Шенников А. П. (1938). Луговая растительность СССР. В кн.: Растительность СССР, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. Л., Изд. ЛГУ. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. Основные понятия, направления и методы. М.; Л., Изд. АН СССР. — Drude O. (1890). Handbuch der Pflanzengeographie. Stutgart. — Vries D. M. (1937). Methods determining he botanical composition of hayfields and pastures. Rep. 4-th, Int. Grassl. Congress.

Центральный Сибирский ботанический сад
СОАН СССР,
Новосибирск.

Получено 12 XII 1977.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 581.9 (571.61)(048)

Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). Отв. ред. И. А. Губанов. — М.: Изд. МГУ, 1981, 267 с. Ц. 2 р. 60 к. Т. 1050.

S. S. KHARKEVICH, Z. M. AZBUKINA, A. G. KRYLOV.
(*A. REVIEW*). FLORA AND VEGETATION OF THE TUKURINGRA RANGE
(AMUR DISTRICT). 1981

Коллектив авторов, включающий ботаников различного профиля, работающих в Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова (МГУ), Всесоюзном научно-исследовательском институте охраны природы и заповедного дела и в Хабаровском комплексном научно-исследовательском институте ДВНЦ АН СССР, подготовил и опубликовал монографию, имеющую большое значение для познания растительного мира дальневосточных заповедников и охраны генофонда природной флоры. В монографии изложены результаты обработки обширных материалов, собранных во время полевых исследований 1976—1979 гг. на площади 1500 км^2 на восточном участке хр. Тукурингра. Особую ценность монографии придает тот факт, что более половины обследованной территории (823 км^2) приходится на Зейский государственный заповедник, организованный в 1963 г.

Значение рецензируемой монографии определяется не только тем, что она всесторонне отражает современное состояние растительного мира самого западного заповедника на Дальнем Востоке, лежащего на стыке его с Сибирью, но и дает ценный исходный материал для изучения динамики растительного покрова, на который оказывает влияние Зейское водохранилище, созданное в восточной части хребта, а также БАМ, трасса которого проходит несколько севернее хр. Тукурингра.

Монография состоит из краткого «Предисловия» (с. 3—5), девяти глав, обширного списка использованной литературы, указателя латинских названий родов и семейств растений.

В главе «Физико-географическая характеристика региона» (с. 6—25, авторы Д. А. Петелин, Л. Ф. Голышева, М. Б. Шапиро, А. В. Свиридов) освещены географическое положение исследованной территории, геологическая история, рельеф, климат, гидрография, почвенный покров и животный мир. Эта глава дает хотя и краткое, но четкое представление об основных факторах внешней среды и ее воздействии на растительный мир.

В главе «История изучения растительного покрова хребта Тукурингра» (с. 26—30, автор И. А. Губанов) отмечено, что хотя первые сведения о Приамурье получены в середине XVIII в. от землепроходцев, начало научного исследования его было положено экспедицией А. Ф. Миддендорфа в 1843—1844 гг. Автор выделяет три периода интенсивного ботанического изучения Приамурья, связанного с экспедициями Переселенческого управления в начале XX в., работой Комплексной экспедиции Совета по изучению производительных сил (СОПС) АН СССР в 50-е годы и организацией Зейского государственного заповедника.

До выхода рецензируемой монографии споровые растения Амурской обл., особенно ее горных районов, были обследованы очень слабо. Что касается микофлоры хр. Тукурингра, то были сведения только о грибах, выделенных в последние годы Л. Н. Егоровой из почвенных образцов, отобранных на северном склоне горного массива, и нескольких видах ржавчинных, приводимых В. Г. Траншелем (1939). Не лучше обстояло дело с изучением лишайников и мхов. Имелись лишь отрывочные сведения о тривиальных видах в лесоводческих или фитоценологических публикациях, кроме цитированных ниже бриологических работ С. К. Гамбарян. Экспедиции МГУ положили начало целенаправленному изучению низших растений и мохообразных.

В главе «Грибы» (с. 31—49, авторы П. В. Гордиенко, О. А. Петрова, К. Л. Тарасов) приводятся 158 видов, относящихся к 106 родам и 41 семейству. Наибольшим числом видов (48) выделяется сем. *Polyporaceae*; многие его представители являются дереворазрушителями или входят в группу организмов, разлагающих мертвую древесину, что можно рассматривать как положительное свойство ксилотрофов.

К сожалению, очень скудны сборы облигатных паразитов — ложномучнисторосяных, мучнисторосяных, головневых и ржавчинных грибов, которые часто оказывают неблагоприятное влияние на развитие естественных и искусственных фитоценозов. Не учтены также данные о ржавчинных грибах, указанных для хр. Тукурингра Траншелем в его уже упомянутой работе.

Следует заметить, что исследования, проведенные одним из авторов рецензируемой главы в 1976 г. в соседнем с хр. Тукурингра районе, а именно в бассейне р. Селемджи, на участке от поселков Норск и Февральск до пос. Экимчан, помогли выявить богатый состав грибной флоры; многие ее представители могут быть найдены и на хр. Тукурингра.

В главе «Лишайники» (с. 50—63, авторы Т. Ю. Толпышева, Д. А. Петелин, К. Л. Тарасов) для этого горного массива приводятся уже 155 видов, относящихся к 40 родам и 20 семействам; из них 61 вид впервые указывается для Амурской обл., 25 — для советского Дальнего Востока и 1 — для СССР. Наиболее обильны и многообразны семейства *Cladoniaceae* (45 видов) и *Parmeliaceae* (38 видов). Богато представлены в списке эпигейные и эпифитные лишайники, слабее — накипные эпилитные формы.

Как уже упоминалось, бриофлору восточной части хр. Тукурингра ранее специально изучала Гамбарян. Она выявила здесь 99 видов листостебельных и 6 — печеночных мхов. В главе «Мохообразные» (с. 64—85, авторы Л. И. Абрамова, Д. А. Петелин) опубликован перечень в 180 видов, относящихся к 90 родам и 48 семействам; из них 149 видов листостебельных мхов и 31 — печеночных. Среди листостебельных мхов наибольшим числом видов отличаются семейства *Dicranaceae* (23), *Sphagnaceae* (16), *Amblystegiaceae* (19), *Polytrichaceae* (11) и *Mniaceae* (10), среди печеночных — сем. *Lophoziaceae* (7). Новыми для бриофлоры Амурской обл. оказались 25 видов листостебельных и 14 печеночных мхов.

Изложенные в главах, посвященных грибам, лишайникам и мохообразным, материалы являются хорошим заделом для дальнейших исследований низших растений и мохообразных хр. Тукурингра. Проведенные и дальнейшие изыскания могут оказать помощь как в охране природной флоры этого района, так и в выявлении новых растительных ресурсов.

В главе «Сосудистые растения» (с. 86—166, авторы И. А. Губанов, М. С. Игнатов, В. С. Новиков, Д. А. Петелин) перечислены использованные материалы, а затем по системе Энглера приведен перечень обнаруженных на изученной территории таксонов. Для каждого вида даны приоритетное латинское название, во многих случаях с указанием синонимов, русское название, а также краткая характеристика местообитаний, распространения и обилия. Выявленные на территории заповедника виды отмечены знаком «плюс» (+). Авторы вполне обоснованно включили в обзор лишь те виды, гербарные образцы которых им удалось проверить лично. Виды, приведенные для изученного района в различных литературных источниках, но не подтвержденные гербарными образцами, указаны как сомнительные. Таким образом, перечень видов является не только первым, но и строго документированным каталогом гербарного материала как для заповедника, так и для всей изученной территории. Большой интерес представляют использованные авторами раздела сборы И. М. Сенчишиной, И. И. Шаповала и Л. Ф. Голышевой в долинах рек Зеи и Гилюй до создания Зейского водохранилища.

Всего зарегистрировано 780 видов, относящихся к 343 родам и 103 семействам. Для Зейского заповедника отмечены 637 видов и 11 подвидов сосудистых растений. Богаче всего представлены семейства *Asteraceae* (73 вида), *Poaceae* (72) и

Cyperaceae (51). Отмечается также, что относительно обильны такие семейства, как *Ranunculaceae* (51 вид), *Liliaceae* (23) и *Orchidaceae* (16), придающие флоре неморальные дальневосточные черты. Спектр семейств, по мнению авторов, характерен для бореальных континентальных областей. В спектре родов преобладают виды *Carex* (40), *Salix* (17) и *Polygonum* (16).

При просмотре списка видов нельзя не обратить внимание на практически полное отсутствие во флоре рода *Draba*, ибо единственный приведенный вид *D. nemorosa* L. можно рассматривать как заносный. Очень слабо представлен также род *Saxifraga* (5 видов и одна разновидность). Для многих видов, особенно неморальных дальневосточных, хр. Тукурингра оказывается границей их распространения на севере и северо-западе. Так, это отмечено для *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Syringa amurensis* Rupr. и др. Большой интерес представляет впервые указанная для Амурской обл. находка вида *Pulsatilla ajanensis* Regel et Til. на галечнике в долине р. Гилюй, представляющей, как нам кажется, весьма необычный экотоп для этого вида.

В качестве замечания к этой главе следует отметить, что, к сожалению, из числа видов, произрастающих в Зейском заповеднике, не выделены внесенные в «Красную книгу» (1978).

Авторы монографии использовали современную номенклатуру растений, хорошо выверили текст. Следует отметить неудачный русский эпитет для вида *Saxifraxa punctata* L. — «пятнистая» — вместо «точечная». Остались неисправленными опечатки: Selander—вместо Solander (с. 93), polystachion — вместо polystachyon (с. 107), автор таксона Rudb. — вместо Rydb. (с. 135) и др.

Глава «Растительность» (с. 167—228, авторы Л. Ф. Голышева, Д. А. Петелин, Н. Г. Васильев, Л. И. Абрамова и М. С. Игнатов) открывается кратким ботанико-географическим очерком территории и содержит конспективную сводку по растительности хр. Тукурингра и долин рек. Согласно общей зональной системе Восточной Сибири и Дальнего Востока, предложенной Б. П. Колесниковым, хр. Тукурингра лежит в южной подзоне зоны хвойных лесов, вблизи от границы среднетаежной подзоны. При характеристике лиственничных лесов района авторы указывают, что на данной территории среднетаежные леса являются зональной растительностью, с чем нельзя не согласиться, ознакомившись с эколого-фитоценотическими особенностями групп ассоциаций.

Кратко, но содержательно охарактеризована высотная поясность хр. Тукурингра. Существенно замечание о климатической обусловленности верхней границы леса на южных и восточных склонах хребта.

Приведенная схема классификации и очерк растительности с характеристикой формаций и групп ассоциаций традиционны для отечественных геоботанических работ обзорного характера и вполне оправданы в данном случае. Авторы стремились охватить все подразделения растительности и включили в схему классификации наряду с типами естественной растительности агрофитоценозы.

Наиболее обстоятельно охарактеризована тундровая и лесная растительность. Выделены лишайниковые, кустарниковые и моховые тундры. В лесном типе растительности представлено 11 формаций.

Следует отметить наглядность эколого-фитоценотической схемы горно-тундровой растительности. Но, по-видимому, положенные в основу ее построения характер субстрата и условия увлажнения на гольцах настолько скоррелированы, что все группы ассоциаций выстроились в один ряд по диагонали схемы.

Не вполне обоснованно рассматриваются заросли кедрового стланика в качестве лесной формации, но краткая геоботаническая характеристика этой растительности не вызывает возражений.

Ельники с преобладанием ели сибирской и ели аянской включены в одну формацию. Лесотипологические описания дают четкое представление о географических и экологических позициях этих лесов. Однако заключение о ценогенезе ельников в рамках гипотезы их происхождения из смешанного аркто-третичного леса малоинформативно и неоригинально. Самобытность темнохвойной тайги достаточно полно была раскрыта А. И. Толмачевым (1954).

На хр. Тукурингра наиболее разнообразны по условиям обитания, составу, строению и динамическим связям лиственничные леса. Им посвящен самый обширный раздел, в начале которого справедливо отмечается зональность позиций лиственничной тайги в районе исследований. Поэтому довольно странно в конце раздела выглядит заключение о том, что «устойчиво- и длительно-производные сообщества образуются большей частью на месте темнохвойных лесов» (с. 196), а исконные позиции лиственницы в районе — только на наиболее холодных местообитаниях, на почвах с признаками заболачивания и влияния мерзлотных процессов.

В книге, имеющей природоохранную направленность, уместно особое внимание к растительным сообществам, распространенным на ограниченной площади или находящимся на границе ареала формаций. Сосняки, дубняки и черноберезовые леса, незначительные по площади, но представляющие собой крайние форпосты формаций, — хранители своеобразных элементов флоры — освещены в книге не менее подробно, чем формации, преобладающие в ландшафтных комплексах. Авторы отмечают отсутствие в восточной части хребта в составе сосновых фитоценозов таких боровых видов, как *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng., *Chimaphila umbellata* (L.) W. Barton и *Antennaria dioica* (L.) Gaertn. На хр. Тукурингра — самые северные местонахождения представителей даурско-маньчжурской флоры в составе дубняков и черноберезовых лесов.

Очерк растительности в целом производит очень благоприятное впечатление. Ряд замечаний возникает в связи с неоправданным и неравнозначным употреблением некоторых эпитетов в названиях групп лесных ассоциаций. В отечественной геоботанической и лесотипологической литературе, начиная с работ П. Л. Горчаковского конца 40-х годов, установилась традиция называть лесными разнотравными ассоциациями (группами ассоциаций) лишь растительность суховатых, свежих и отчасти влажных местообитаний, в травяном покрове которых преобладает мезофильное или ксеромезофильное лесное и лугово-лесное разнотравье — светолюбивые травы обычно средней высоты. В том же смысле в рецензируемой работе эпитет «разнотравный» употребляется в названиях лиственничников и сосняков. Однако группы ассоциаций черноберезников с явно разнотравным покровом называются «высокотравными» и «травяноксеромезофитными». Неудачность подобной номенклатуры особенно будет сказываться при сопоставлении коренных и производных формаций.

В главе «Растительные ресурсы» (с. 229—236, автор И. А. Губанов) правильно отмечено, что Северное Приамурье богато растительными ресурсами, которые будут вовлечены в сферу хозяйственного использования в связи со строительством БАМа. Рассмотрены такие группы полезных растений, как древесинные, пищевые, кормовые, лекарственные, дубильные, медоносные и декоративные. Из многочисленных ягодных растений в качестве важнейших отмечены брусника, смородина, особенно лежачая (моховка), голубика.

В последней главе «Вопросы охраны растительного мира» (с. 237—241, автор И. А. Губанов, при участии П. В. Братенкова) освещено пограничное положение хр. Тукурингра между районами с бореальной восточно-сибирской флорой и неморальной маньчжурской флорой, представителями которой являются такие виды, как *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Corylus heterophylla* Fisch. ex Trautv., *Lespedeza bicolor* Turcz. и др. Этим предопределено прохождение здесь границ распространения многих видов. Нельзя согласиться лишь с отнесением *Menispermum dauricum* DC. к даурскому элементу флоры. Хр. Тукурингра не является также восточной границей распространения таких видов, как *Salix jenisseensis* (Fr. Schmidt) B. Floder. и *Stellaria palustris* Retz., так как они встречаются в Якутской АССР, а также произрастают в Аяно-Майском районе Хабаровского края.

В этой главе приведен ряд видов, находящихся на границе ареала, а также довольно обширный список редких видов, нуждающихся, по мнению автора, в особой охране. Следует отметить, однако, что наряду с такими редкими и безусловно заслуживающими охраны видами, как *Lilium buschianum* Lodd., *Iris ensata* Thunb., *Paeonia obovata* Maxim., *Rhodiola rosea* L. и др., приведены *Alyssum obovatum* (C. A. Mey.) Turcz., *Cardamine trifida* (Poir.) B. M. G. Jones, *Sanguisorba tenuifolia* Fisch. ex Link, *Chamaepericlymenum canadense* (L.) Aschers. et Graebn., *Sphallerocarpus gracilis* (Bess. ex Trev.) K.-Pol., отличающиеся обширными ареалами и, не являющиеся слишком редкими. Последний вид имеет даже рудеральный характер.

Важным практическим выводом из проведенного исследования представляется рекомендация расширить территорию заповедника, присоединив к нему высокогорную часть хр. Тукурингра площадью 18.4 тыс. га, а также участок Зейско-Гилюйского междуречья 76 тыс. га.

Обширный список литературы не только документирует заимствованные данные, но и представляет собой большую ценность как по существу первая попытка составления библиографии о заповеднике. В иноязычной части списка остались неисправленными опечатки: botanica — вместо botanika, sistribution — вместо distribution (обе на с. 256).

Монография иллюстрирована оригинальными, в основном хорошего качества фотографиями, графиками и схемами. К сожалению, на картосхеме не обозначены ни маршруты, ни пункты проведенных исследований на хр. Тукурингра. Книга напечатана офсетным способом, на офсетной бумаге и хорошо оформлена.

Оценивая рецензируемую коллективную монографию в целом, следует отметить, что она освещает современный таксономический и синтаксономический состав растительного мира восточной части хр. Тукурингра, в том числе и Зейского заповедника. К сожалению, в нее не внесен материал по водорослям и почвенным грибам. Благодаря слаженной целеустремленной работе целого коллектива ботаников досконально изучен растительный мир еще одного дальневосточного заповедника как эталона природы, что очень важно в деле охраны генофонда природной флоры.

ЛИТЕРАТУРА

Красная книга СССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. (1978). М., Лесная промышленность. — Определитель высших растений Якутии. (1974). Новосибирск, Наука. — Толмачев А. И. (1954). К истории возникновения и развития темнохвойной тайги. М.; Л., Изд. АН СССР. — Траншель В. Г. (1939). Обзор ржавчинных грибов СССР. М.; Л., Изд. АН СССР.

С. С. Харкевич, З. М. Азбукина, А. Г. Крылов.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток.

Получено 6 V 1982.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 : 581.9

ШЕСТЫЕ ПЕРФИЛЬЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ

(Архангельск, 25—26 III 1982)

V. I. KASHIN. THE 6TH PERFILJEV LECTURES (ARKHANGELSK, 25—26 III 1982).

В Архангельске стало традицией через каждые 5 лет проводить Перфильевские чтения. Состоявшиеся в марте 1982 г. чтения были посвящены 100-летию со дня рождения Ивана Александровича Перфильева. Научная сессия была организована Архангельским отделом Северного филиала Всесоюзного географического общества СССР, Институтом биологии Коми филиала АН СССР, Архангельским институтом леса и лесохимии (АИЛЛХ) и Архангельским областным краеведческим музеем. Всего было заслушано 24 доклада и сообщения. В сессии приняло участие более 120 человек — представители партийных и советских организаций, научные работники АИЛЛХ, Ленинградского университета (ЛГУ), Северного отделения Полярного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО), гидрометеослужбы, преподаватели Архангельских институтов: лесотехнического, педагогического, медицинского, преподаватели биологии фармацевтического училища и средних школ, специалисты сельского и лесного хозяйства, аптекоуправления, геологи, почвоведы, землеустроители, студенты, краеведы, активисты общества охраны природы и др.

О жизненном пути исследователя северной флоры, доктора биологических наук, краеведа и общественного деятеля Ивана Александровича Перфильева рассказал председатель Президиума Архангельского отдела Северного филиала ВГО **В. Г. Чертовской.**

Большое место в работе сессии заняли доклады, посвященные изучению растительности. Научный сотрудник **А. Н. Лащенкова** (Институт биологии Коми филиала АН СССР) охарактеризовала многолетние исследования по флоре северо-востока европейской части СССР и ее охране. Научные работники лаборатории фитохорологии **Н. Е. Варгина** и **Г. Г. Постовалова** (Биологический научно-исследовательский институт ЛГУ) дали анализ флористических поисков на территории Архангельской обл. и охраны водных растений в северо-восточном регионе европейской части СССР. Научный сотрудник **О. Н. Мироненко** (АИЛЛХ) рассказала о редких северных растениях. **Н. П. Писковацкова** и **М. П. Бахматова** (Архангельский государственный педагогический институт — АГПИ) сообщили о применении онтогенетического метода для решения вопросов систематики некоторых видов растений.

Часть докладов была посвящена природе северных лесов, биолого-экологическим особенностям некоторых древесных пород на крайнем пределе их произрастания. Директор АИЛЛ **А. А. Листов** рассказал о генезисе редин низкополнотных насаждений в лишайниковых борах Севера. **В. Ф. Цветков** и **Б. А. Семенов** (АИЛЛХ) сообщили о закономерностях роста древесных пород на Кольском п-ове и о некоторых биолого-экологических особенностях сосны Крайнего Севера.

Должное внимание было уделено влиянию антропогенных факторов на природную обстановку. **Л. А. Варфоломеев** (АИЛЛХ) в своем сообщении остановился на изменении растительности вырубок под воздействием осушения и обработки почвы. Научный сотрудник этого же института **А. А. Звонкова** рассказала о динамике состава и запаса мохово-лишайникового покрова в связи с пожарами в сухих типах сосняков Севера. О выносе химических веществ дренажными водами на мелиорируемых лугах Архангельской обл. сообщила **Т. Н. Лагутина** (Архангельская опытная мелиоративная станция).

Значительный интерес у собравшихся вызвали сообщения о лекарственных растениях. **В. И. Кашин** (АИЛЛХ) на основании архивных и литературных данных показал историю познания лекарственных растений. **Р. Г. Малахова** (Архангельский государственный медицинский институт) сообщила о целебных свойствах ягод и плодов. **Е. В. Зуева** (Архангельский лесотехнический институт — АЛТИ) рассказала о рациональном использовании лесных лекарственных растений, **И. Г. Ботярская** (Архангельское фармацевтическое училище) — об использовании лекарственных растений в народной и научной медицине Северного края. Выступления заслуженного лесовода РСФСР, преподавателя **О. А. Неволина** (АЛТИ) и **И. Н. Лукина** (АИЛЛХ) были посвящены методике учета запасов лекарственного, пищевого и технического сырья в северных лесах.

Некоторые выступления касались различных сторон жизни растений, их взаимосвязи с природной средой. **В. Ф. Изотов** (АГПИ) сообщил о влиянии микроклиматических условий на сроки цветения некоторых видов растений в северотаежных лесах; **В. И. Воробьева** (Северное управление гидрометеорологии и контроля природной среды) — об агроклиматических особенностях вегетационного периода некоторых растений лугов и полей; **В. Г. Бострем** (управление «Архангельск-геология») — о растениях-индикаторах почвенного покрова и почвообразующих пород в устьевой части бассейна р. Северной Двины.

О рациональной эксплуатации морских водорослей и мерах по поддержанию в чистоте вод Белого и Баренцова морей рассказала **В. В. Потелова** (ПИНРО).

О воспитании у школьников трудовых навыков, любви к природе на примере работы опытного садоводческого участка сообщила **Г. Н. Фильянова** (Архангельская опытная станция юннатов).

В обсуждении докладов приняли участие начальник отдела землепользования и землеустройства **В. Ф. Зубаткин** (Архангельское областное управление сельского хозяйства), преподаватель **Б. В. Ермолин** (АГПИ), **В. Г. Чертовской**, **В. И. Кашин** и др.

В фойе демонстрировалась выставка, характеризующая жизнь и деятельность И. А. Перфильева.

В принятом решении научная сессия обратилась к Коми филиалу АН СССР и АИЛЛХ с предложением об издании сборника научных трудов, посвященного 100-летию со дня рождения И. А. Перфильева, а также к Архангельскому горисполкому — об увековечении памяти ученого установлением мемориальной доски на здании Института леса и лесохимии и присвоении одной из улиц города или парку имени И. А. Перфильева.

Сессия считает полезным дальнейшее проведение подобных природоведческих форумов, усиление координации исследовательских работ по изучению растительности на северо-востоке европейской части страны.

В. И. Кашин.

Архангельский отдел
Северного филиала ВГО СССР.

Получено 19 IV 1982.

К ст. А. А. Степановой, с. 1004

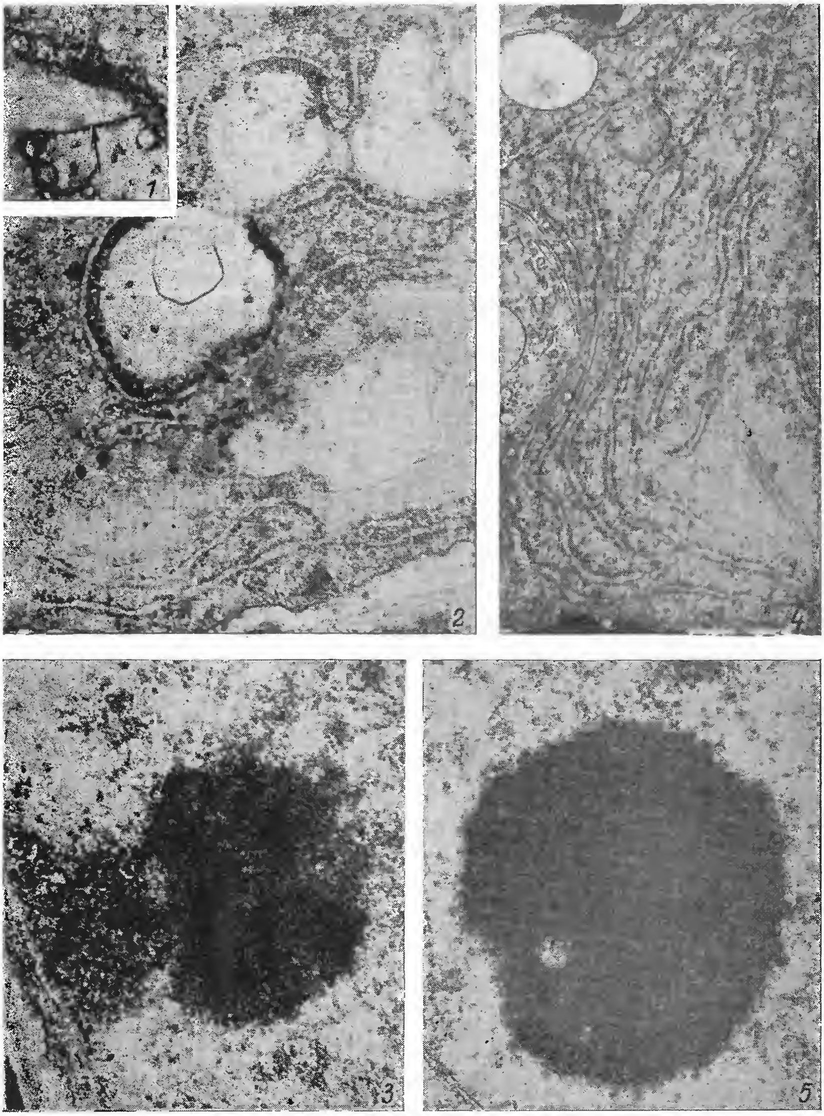


Рис. 2. Фрагменты клеток солевых железок растущих листьев *Limonium platyphyllum*.

1 — небольшой валик кутикулы (*стрелка*) в тонкой стенке между бокаловидными клетками; *2* — вакуоли в толще цитоплазмы, окруженные ретикулярными цистернами, в секреторной клетке до индукции секреции хлористого натрия; *3* — ядрышко секреторной клетки до индукции; *4* — скопления ретикулярных цистерн в секреторной клетке железки через 4.5 ч после индукции секреции; *5* — ядрышко секреторной клетки через 4.5 ч после индукции.
Увел.: *1* — 4000; *2*—*5* — 39 000.

К-с. 1005

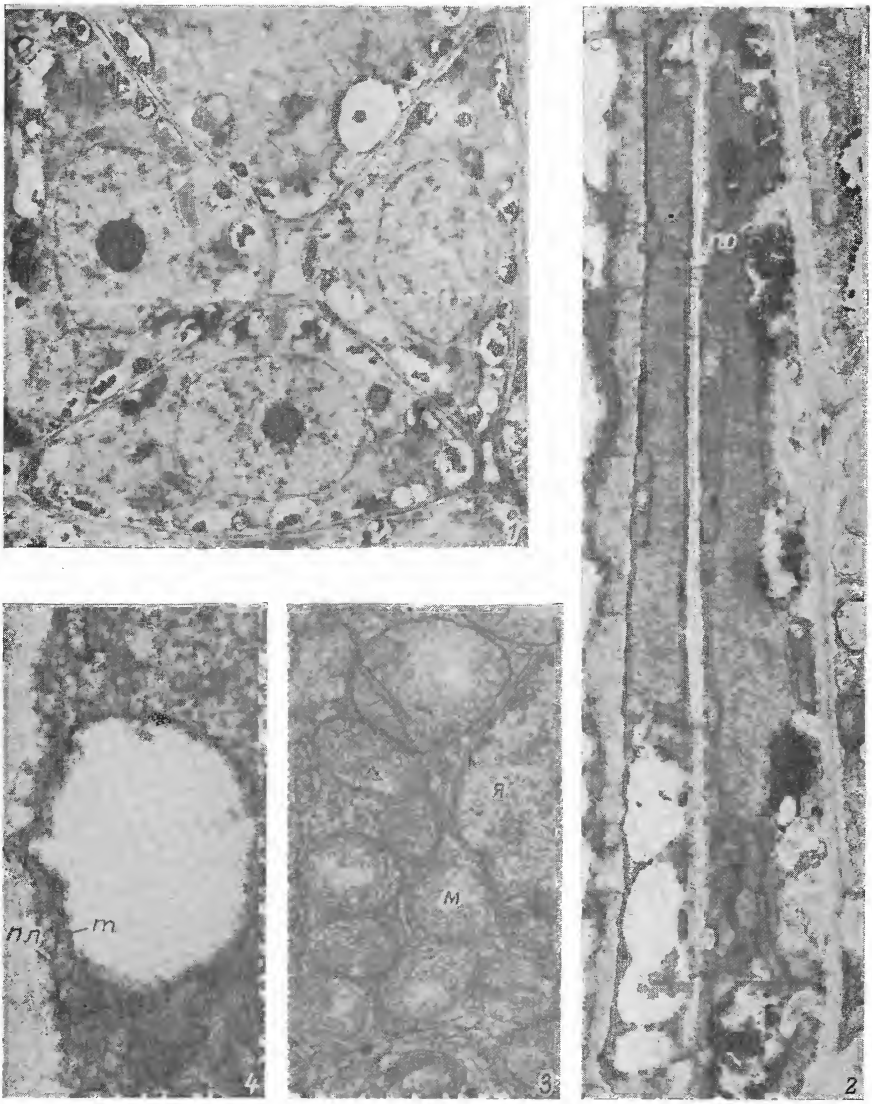


Рис. 4. Фрагменты клеток солевых железок растущих листьев через 4.5 ч после индукции секреции хлористого натрия.

1 — общий вид секреторных клеток с периферическими вакуолями на парадермальном срезе железки, ×10 000; *2* — наружная (*слева*) и внутренняя бокаловидные клетки, ×9000; *3* — митохондрии около ядра секреторной клетки, ×16 000; *4* — вакуоль в щелевидном контакте с плазмалеммой, ×52 000. *м* — митохондрия, *пл* — плазмалемма, *по* — протуберанец оболочки, *т* — тонопласт, *я* — ядро.

К ст. Т. Н. Наумовой, М. Т. М. Виллемсе, с. 1045

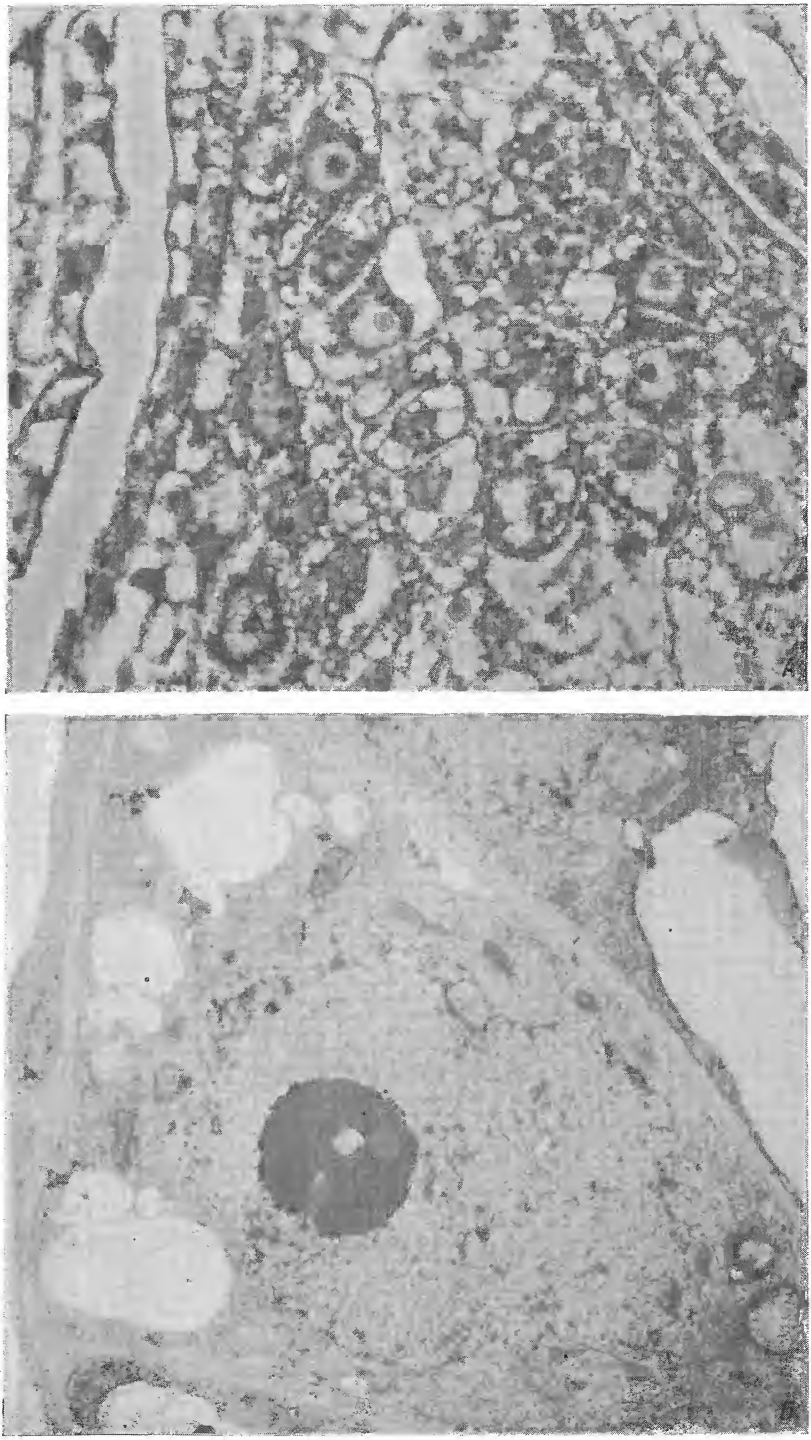


Рис. 3.

А — микропилярная зона нуцеллуса *Sarcococca humilis*, представленная инициальными клетками нуцеллярных проэмбрио; *Б* — инициальная клетка нуцеллярного проэмбрио.

К с. 1047

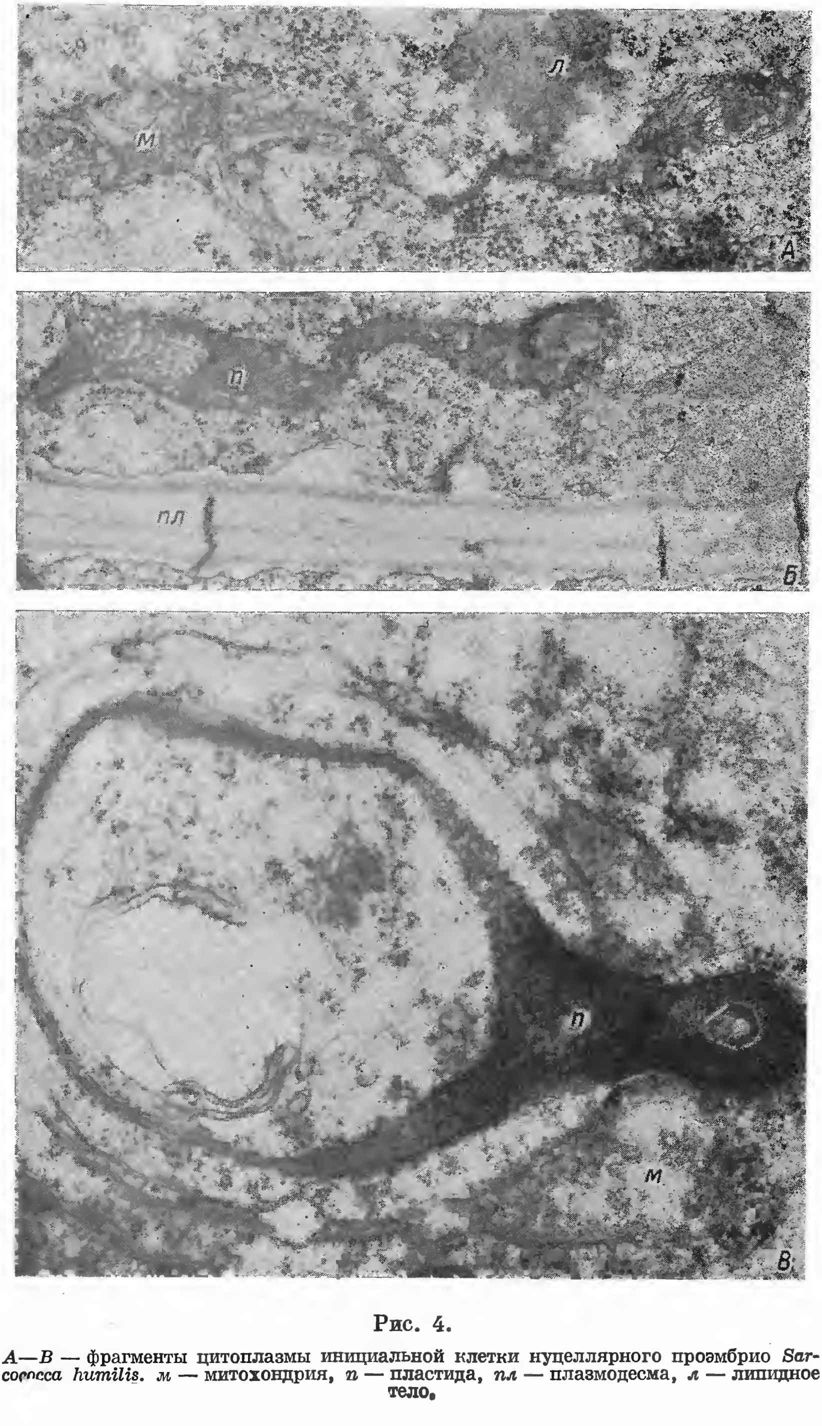


Рис. 4.

А—В — фрагменты цитоплазмы инициальной клетки нуцеллярного проэмбрио *Sarcococca humilis*. *м* — митохондрия, *п* — пластида, *пл* — плазмодесма, *л* — липидное тело.

К ст. Л. Р. Петровой, Т. С. Никольской, Т. А. Федотовой, с. 1056

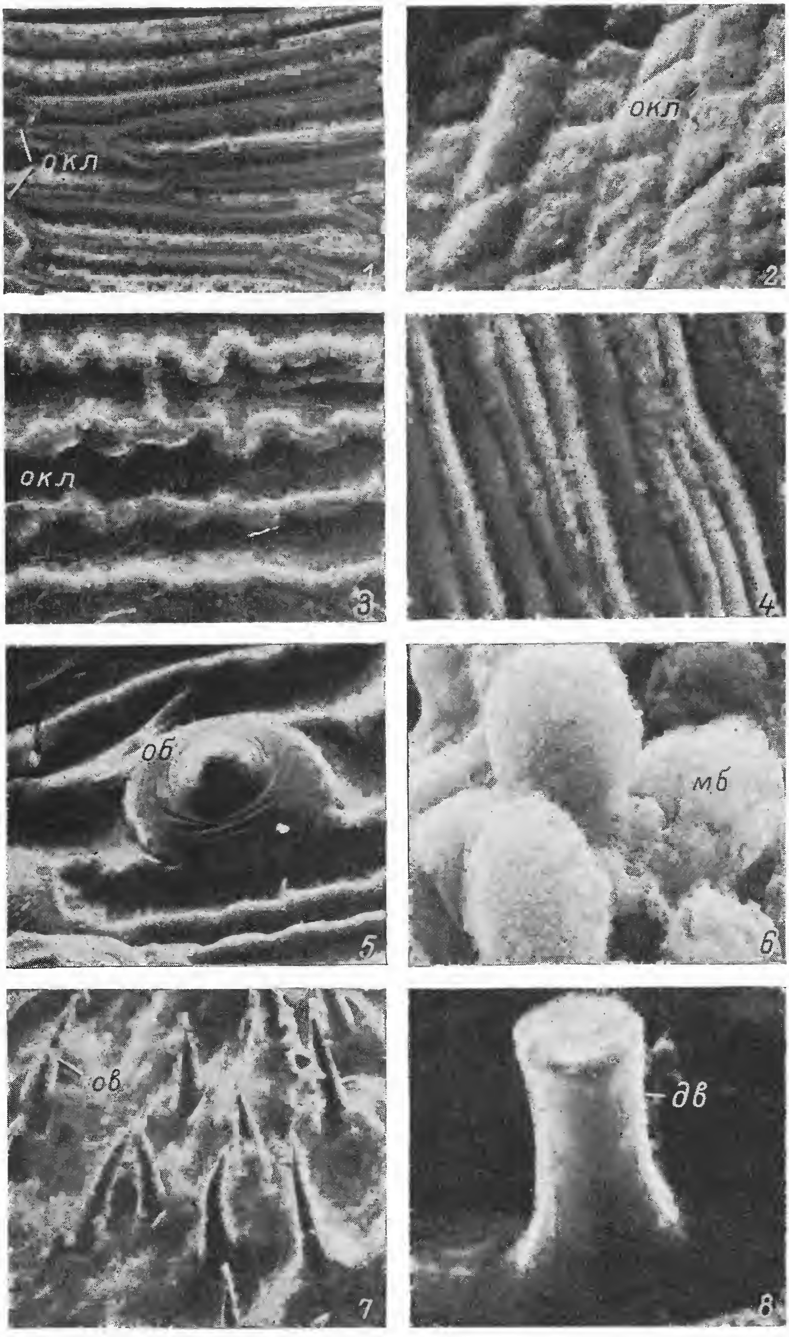


Рис. 1. Основные и специализированные клетки эпидермы зерновки злаков.

1 — *Anthoxanthum odoratum*, ×600; 2 — *Phleum pratense*, ×1000; 3 — *Sporobolus fertilis*, ×1000; 4 — *Pleioblastus distichus*, ×1000; 5 — *Nardurus maritimus*, ×2000; 6 — *Phyllostachys bambusoides*, ×6000; 7, 8 — *Bambusa glaucescens* (7 — ×200, 8 — ×5000). *окл* — основные клетки эпидермы, *об* — окремнелый бугорок, *мб* — микробугорки, *ов* — одноклеточные волоски, *дв* — двуклеточный волосок (базальная клетка).

К с. 1056

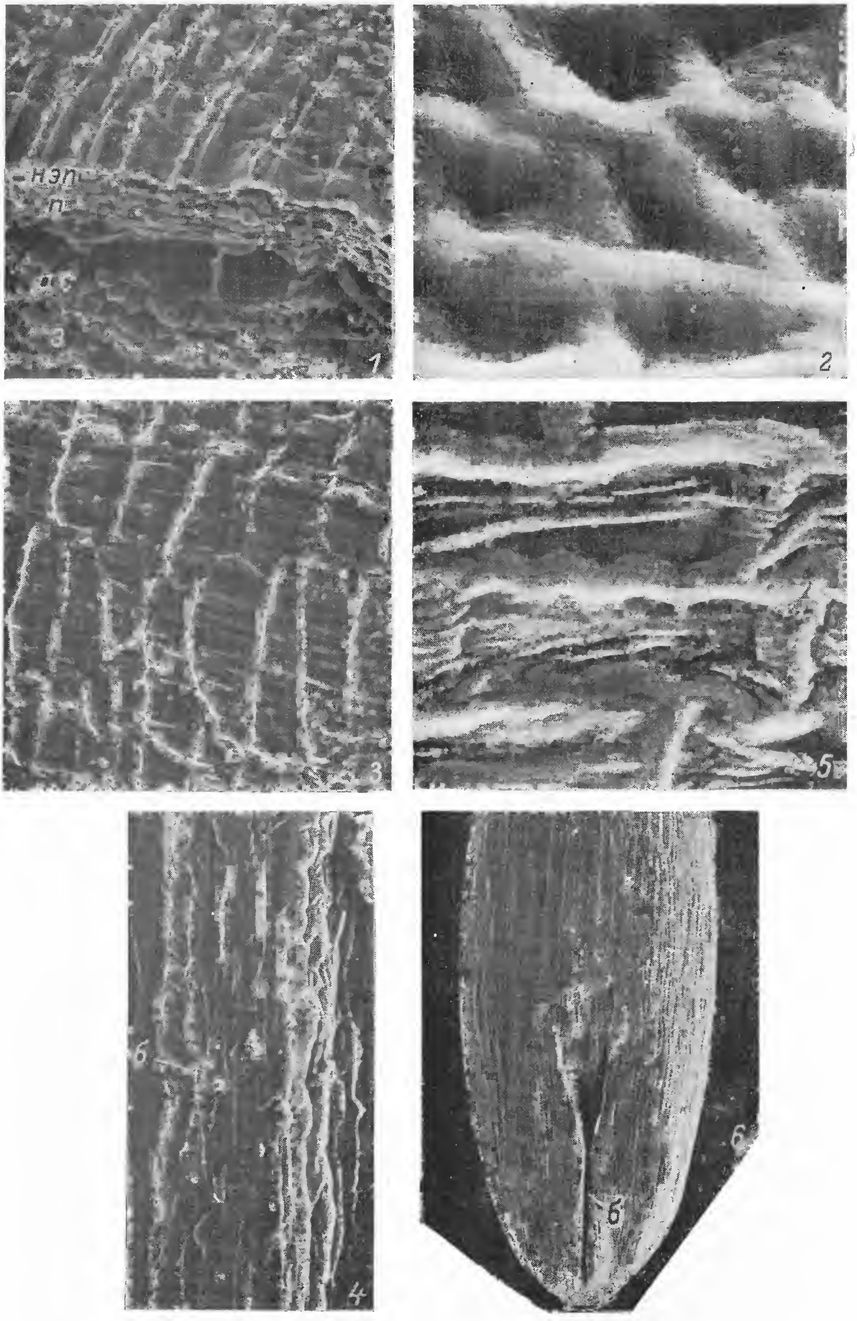


Рис. 2. Структура поверхности эпидермы зерновки злаков.

1 — *Phyllostachys bambusoides*, ×600; *2* — *Pleioblastus distichus*, ×100; *3*, *4* — *Festuca rubra*, ×300; *5* — *Phragmites australis*, ×1000; *6* — *Sporobolus fertilis*, ×60. *нэп* — наружная эпидерма перикарпия, *п* — перикарпий, *ас* — алейроновый слой, *э* — эндосперм, *б* — бороздка.

К ст. В. А. Николаева, с. 1124

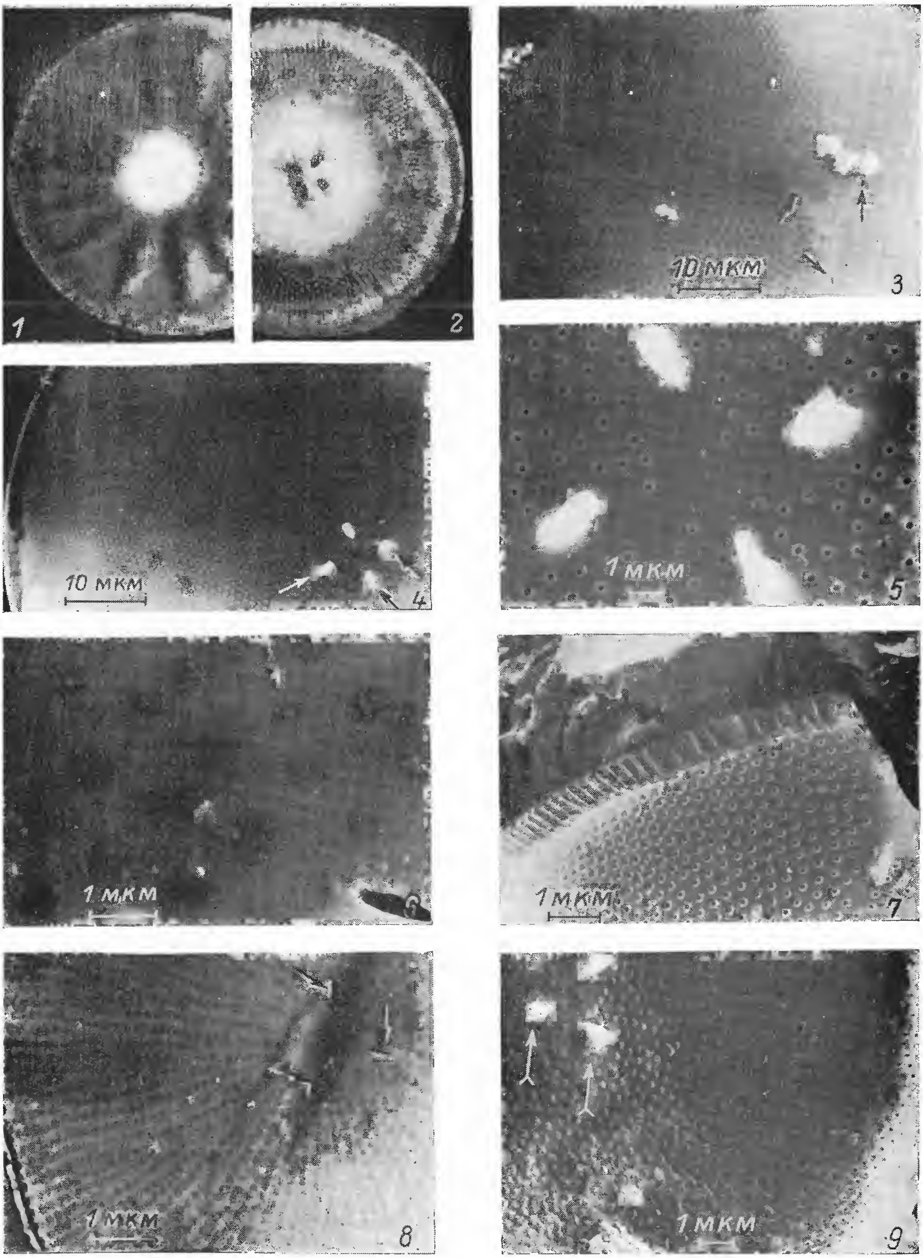


Рис. 1. *Symbolophora microtrias* (*1—7*) и *S. furcata* (8, 9).

1 — звездообразная фигура на створке, ×450; *2* — двугубые выросты в центре створки, ×450; *3* — наружная поверхность створки и щели двугубых выростов (показаны *стрелками*); *4* — внутренняя поверхность створки и двугубые выросты; *5* — двугубые выросты на внутренней поверхности створки; *6* — велум ареол и наружное отверстие двугубого выроста; *7* — локулярная ареола на сломе створки с внутренней поверхности; *8* — наружная поверхность створки и щели двугубых выростов (показаны *стрелками*); *9* — внутренняя поверхность створки и двугубые выросты.

1, *2* — СЭМ, Антарктика; *3—9* — СЭМ, Антарктика.

К с. 1125

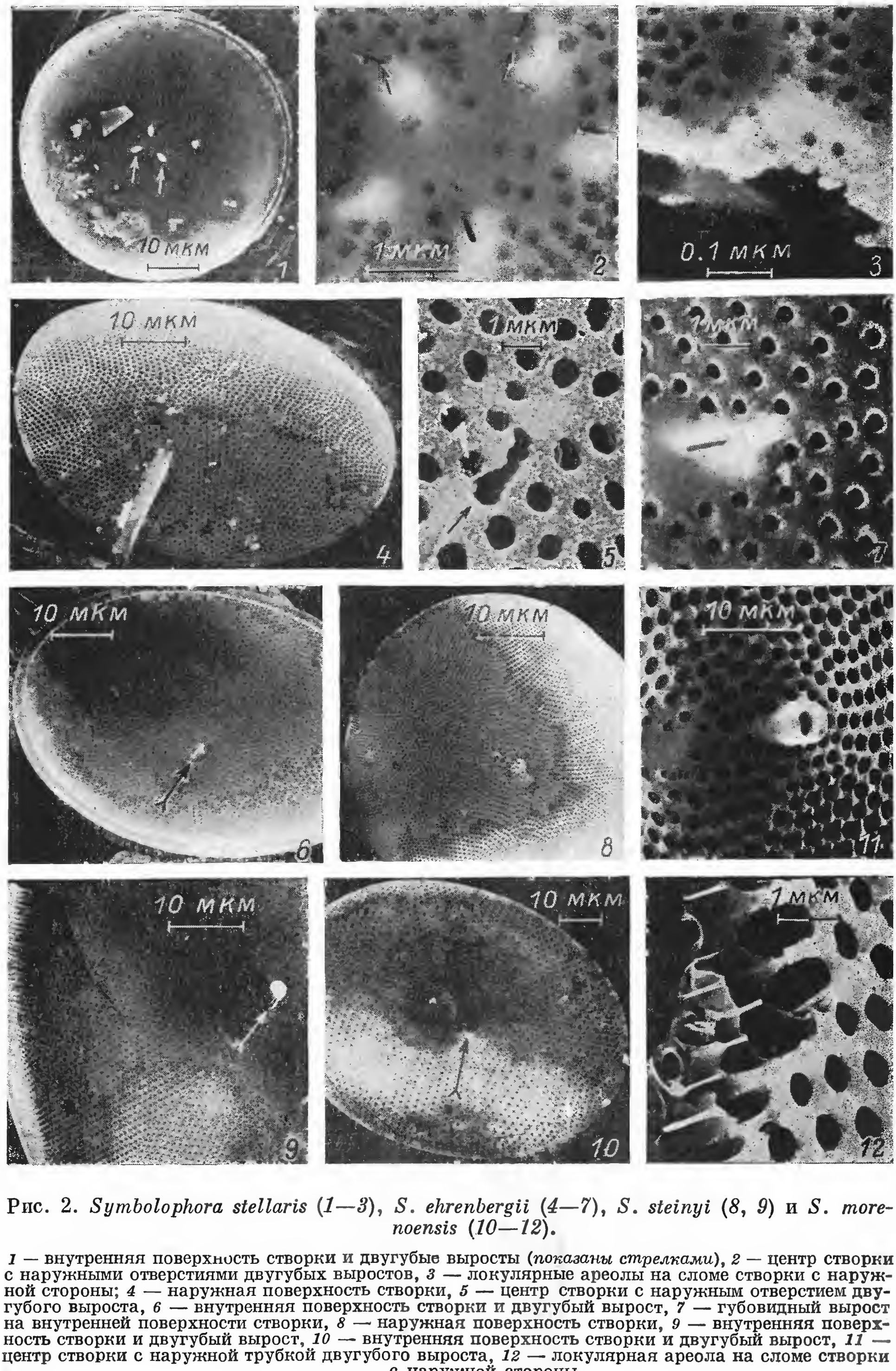


Рис. 2. *Symbolophora stellaris* (*1—3*), *S. ehrenbergii* (*4—7*), *S. steinyi* (*8*, *9*) и *S. morenoensis* (*10—12*).

1 — внутренняя поверхность створки и двугубые выросты (*показаны стрелками*), *2* — центр створки с наружными отверстиями двугубых выростов, *3* — локулярные ареолы на сломе створки с наружной стороны; *4* — наружная поверхность створки, *5* — центр створки с наружным отверстием двугубого выроста, *6* — внутренняя поверхность створки и двугубый вырост, *7* — губовидный вырост на внутренней поверхности створки, *8* — наружная поверхность створки, *9* — внутренняя поверхность створки и двугубый вырост, *10* — внутренняя поверхность створки и двугубый вырост, *11* — центр створки с наружной трубкой двугубого выроста, *12* — локулярная ареола на сломе створки с наружной стороны.

1—3 — СЭМ, Антарктика; *4—7* — СЭМ, кампан, Урал; *8—12* — СЭМ, маастрихт, Калифорния.

CONTENTS

Page

Z. I. Glezer. Taxonomical significance of characters in diatoms in the light of elaboration of a new *Baccilariophyta* classification 993

A. A. Stepanova. Ultrastructural modification of leaf salt glands in *Limonium platyphyllum* (*Plumbaginaceae*) after induction of sodium chloride secretion 1003

V. N. Starodubtsev. A cytotaxonomical study of the Far-Eastern species of the genus *Anemone* (*Ranunculaceae*) 1013

Yu. I. Samoilov. The structure of the phytogeneous field as exemplified by the single oak-trees *Quercus robur* (*Fagaceae*) 1022

I. V. Karmanova. The correlation between the productional activity with the vertical structure of the community 1035

COMMUNICATIONS 1044

T. N. Naumova, M. T. M. Willemse. Ultrastructural aspects of nucellar polyembryony in *Sarcococca humilis* (*Buxaceae*). Nucellus and initial cells of nucellar proembryos. (1044). — **L. R. Petrova, T. S. Nikolaevskaja, T. A. Fedotova.** The structure of the surface of grass caryopsis in scanning electron microscope. (1054). — **V. Yu. Neshatayeva.** Dwarf-pine elfin wood formation in the Kronotsky state reserve in Kamchatka. (1059). — **A. S. Koziyakov, I. S. Ivchenko.** To the knowledge of the genesis in *Rhododendron luteum* (*Ericaceae*). (1067). — **V. V. Talanova, S. N. Drozdov, A. F. Titov, T. V. Akimova.** The effect and after-effect of extreme temperatures upon the respirative activity of leaves in *Lycopersicon esculentum* (*Solanaceae*). (1073). — **V. A. Shultz.** Morphological peculiarities of the genus *Bolbosaponaria* (*Caryophyllaceae*) and its system. (1079). — **L. A. Kirikova.** The arrangement of the underground organs of *Calluna vulgaris* and *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) in *Pinetum hylocomioso-cladinosum*. (1083). — **L. K. Ivanjukovich.** A review of the species of the series *Nervosa* of the genus *Sorghum* (*Poaceae*). (1086). — **S. A. Mamajev, E. S. Vasfilova.** Morphological variability of the *Nymphaeaceae* species in the Middle Urals. (1089). — **E. N. Nemirovich-Danchenko.** The structure of the seed-coat in the representatives of the *Bromeliaceae*. (1094). — **I. G. Gavrilenko.** A carpological study of far-eastern species (sections *Omalophysa*, *Balcalensia*, *Erythranda*) of the genus *Thalictrum* (*Ranunculaceae*). (1101). — **V. A. Vereshchagina.** The development of endosperm in *Pulmonaria* (*Boraginaceae*). (1107). — **M. F. Boiko.** Moss cover of the phytocoenoses in the reserve steppes of the europaean part of the USSR. (1112).

NEW TAXA 1122

V. P. Botschantzev. New species of the genus *Halothamnus* (*Chenopodiaceae*) from Afghanistan. (1122). — **V. A. Nikolaev.** On the genus *Symbolophora* (*Bacillariophyta*). (1123). — **G. F. Zagorenko, V. A. Prozorov.** A new species of the genus *Tolypothrix* (*Scytonemataceae*, *Cyanophyta*) from the Khubsugul Lake in Mongolia. (1128).

METHODS IN BOTANICAL RESEARCH 1132

G. G. Pavlova, T. V. Mal'tseva. A contribution to the method of evaluation of species abundance in meadow community during trip studies. (1132).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1138

S. S. Kharkevich, Z. M. Azbukina, A. G. Krylov. (*A review*). Flora and vegetation of the Tukuringra Range (Amur District). 1981. (1138).

CHRONICLE 1143

V. I. Kashin. The 6th Perfiljev lectures (Arkhangelsk, 25—26 III 1982). (1143).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

З. И. Глезер. Таксономическая значимость признаков у диатомовых водорослей в свете разработки новой классификации *Bacillariophyta* 993

А. А. Степанова. Изменения ультраструктуры солевых железок листа *Limonium platyphyllum* (*Plumbaginaceae*) при индукции секреции хлористого натрия 1003

В. Н. Стародубцев. Цитотаксономическое исследование дальневосточных видов рода *Anemone* (*Ranunculaceae*) 1013

Ю. И. Самойлов. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*) 1022

И. В. Карманова. Связь продукционной деятельности с вертикальной структурой сообщества 1035

СООБЩЕНИЯ 1044

Т. Н. Наумова, М. Т. М. Виллемсе. Ультраструктурные аспекты нуцеллярной полиэмбрионии у *Sarcococca humilis* (*Buxaceae*). Нуцеллус и инициальные клетки нуцеллярных проэмбрио (1044). — **Л. Р. Петрова, Т. С. Николаевская, Т. А. Федотова.** Структура поверхности зерновки злаков под сканирующим электронным микроскопом. (1054). — **В. Ю. Нешатаева.** Формация кедрового стланика в Кроноцком государственном заповеднике на Камчатке. (1059). — **А. С. Козьяков, И. С. Ивченко.** К познанию генезиса *Rhododendron luteum* (*Ericaceae*). (1067). — **В. В. Таланова, С. Н. Дроздов, А. Ф. Титов, Т. В. Акимова.** Действие и последействие экстремальных температур на дыхательную активность листьев *Lycopersicon esculentum* (*Solanaceae*). (1073). — **В. А. Шулц.** Морфологические особенности рода *Bolbosaponaria* (*Caryophyllaceae*) и его система. (1079). — **Л. А. Кирикова.** Размещение подземных органов *Calluna vulgaris* и *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) в зеленомошно-лишайниковом сосняке. (1083). — **Л. К. Иванюкович.** Обзор видов серии *Nervosa* рода *Sorghum* (*Poaceae*). (1086). — **С. А. Мамаев, Е. С. Васфилова.** Морфологическая изменчивость видов семейства *Nymphaeaceae* на Среднем Урале. (1089). — **Е. Н. Немирович-Данченко.** Строение семенной кожуры у представителей сем. *Bromeliaceae* (1094). — **И. Г. Гавриленко.** Карпологическое изучение дальневосточных видов (секции *Omalophisa*, *Baicalensia*, *Erythranda* рода *Thalictrum* (*Ranunculaceae*). (1101). — **В. А. Верещагина.** Развитие эндосперма у *Pulmonaria* (*Boraginaceae*). (1107). — **М. Ф. Бойко.** Моховой покров фитоценозов заповедных степей европейской части СССР. (1112).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 1122

В. П. Бочанцев. Новый вид рода *Halothamnus* (*Chenopodiaceae*) из Афганистана. (1122). — **В. А. Николаев.** О роде *Symbolophora* (*Bacillariophyta*). (1123). — **Г. Ф. Загоренко, В. А. Прозоров.** Новый вид рода *Tolypothrix* (*Scytonemataceae*, *Cyanophyta*) из озера Хубсугул (МНР). (1128).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 1132

Г. Г. Павлова, Т. В. Мальцева. К методике оценки обилия видов в луговом сообществе при маршрутных исследованиях. (1132).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 1138

С. С. Харкевич, З. М. Азбукина, А. Г. Крылов. (*Рецензия*). Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская обл.). 1981. (1138).

ХРОНИКА 1143

В. И. Кашин. Шестые Перфильевские чтения (Архангельск, 25—26 III 1982). (1143).

Ботанический журнал, 1983, т. 68, 8, 993—1144